ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 87

5

МАЙ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2002

УДК 633.2/3.03/254 : 581.5

© К. А. Куркин

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РЕАКЦИИ ЛУГОВЫХ ТРАВ НА ЗАДЕРНЕНИЕ

K. A. KURKIN. ECOLOGICAL ANALYSIS OF RESPONSE OF MEADOW GRASSES TO TURFNESS

Дединовская опытная станция по пойменному луговодству ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса
Московской обл.
Поступила 14.05.2001

Степень задернения оценивается проективным обилием дернообразующих видов, а реакция луговых трав на задернение — их максимальным (=потенциальным) обилием на различных ступенях задернения. Увеличение проективного обилия *Festuca valesiaca* (в Окской пойме) и *Carex praecox* (в пойме р. Хопёр) с 10 до 20—30 % сопровождается увеличением обилия глубокоукореняющихся нитрофилов и уменьшением обилия бобовых. В противоположность этому увеличение проективного обилия *Festuca rubra* с 10 до 20 % сопровождается увеличением обилия большинства бобовых и уменьшением обилия как нитрофилов, так и видов, требовательных к аэрации почвы. Увеличение проективного обилия *Nardus stricta* с 20 до 30—40 % сопровождается выпадением видов, требовательных к аэрации почвы. Дана интерпретация выявленных закономерностей.

Ключевые слова: луга, задернение, пойма.

Под задернением луга понимается превращение самого верхнего слоя его почвы в дернину (Работнов, 1978). Однако содержание понятия «дернина» почвоведами и луговедами трактуется различно. В. Р. Вильямс (1922) под дерновым процессом понимал накопление в верхнем слое почвы «мертвого органического вещества». В отличие от этого луговеды концентрируют внимание на высокой пронизанности этого слоя почвы живыми корнями трав (Работнов, 1978). Но обе точки зрения не исключают, а взаимодополняют друг друга. Проведенный нами микроскопический анализ корневой массы слоя дернины (0—5 см) краткопоемного луга показал, что свыше 80 % от ее веса составляют мертвые гумифицированные остатки, 13 % — мертвые не разложившиеся корни, 1—1.5 % — живые проводящие корни и 1 % — живые поглощающие корни (Куркин, 1987). При этом следует учесть, что в дернине сконцентрировано около 60 % всей корневой массы, а ее поглощающие корни составляют свыше 50 % всех поглощающих корней в метровом слое почвы.

Свойства дернины определяются не только количеством и качеством содержащейся в ней корневой массы, но и структурой слоя дернины как целого. В типичном случае дернина представляет собой верхний слой минеральной почвы, сплетенный густой корневой «сетью», которая проникает во все почвенные поры, «закупоривая» их. Такая структура дернины определяет и ее физические свойства (малый объемный вес, высокая влагоемкость), и ее фитоценотические функции.

Благодаря своему составу и структуре дернина перехватывает у нижележащих горизонтов почвы поступающие сверху ресурсы. При этом нисходящий поток элементов минерального питания (прежде всего азота), образующихся в процессе разложения надземных органов, перехватывается в основном живой поглощающей корневой сетью, а влага атмосферных осадков и кислород атмосферного воздуха — дерниной как целым (Куркин, 1997). Чем выше степень задернения, тем, очевидно, дернина полнее способна перехватывать поступающие сверху ресурсы.

Методика исследований

А. П. Шенников (1925) определял степень задернения по объему подземных органов в процентах от общего объема дернины. Однако, как указывал Т. А. Работнов (1978), один и тот же объем могут занимать корни различного диаметра. Поэтому он предложил определять степень задернения по общей длине корней в единице объема дернины, для чего кроме объема корневой массы необходимо определить средний диаметр корней. Однако такой способ определения степени задернения весьма трудоемок и для целей изучения реакции трав на задернение, требующего большой повторности определений, практически неприемлем. Кроме того, как будет показано далее, функциональные свойства дернины во многом определяются экобиоморфологическими и биохимическими особенностями дернообразующих видов. Поэтому для нашей цели более рационально не прямое, а опосредованное определение степени задернения — по проективному обилию дернообразующих видов, тем более что число последних невелико.

Высокой дернообразующей способностью обладают *Festuca rubra* и *Poa angustifolia* (Куркин, 1968), *Agrostis vinealis* (Голубев, 1962), *Nardus stricta* (Шалыт, 1950), *Carex praecox* (Куркин, 1968). Полуверховые рыхлокустовые злаки обладают слабой дернообразующей способностью, поскольку их корни, отходящие от узлов кущения, направлены не горизонтально, а косо вниз. Верховые длиннокорневищные злаки обладают еще более слабой дернообразующей способностью, поскольку их узлы кущения располагаются на некоторой глубине, а отходящие от них корни направлены в основном вертикально вниз (Куркин, 1968). Подавляющее большинство двудольных, независимо от расположения их корневых систем, дернообразующей способностью не обладают (Шенников, 1941; Куркин, 1968).

Нами изучалась реакция луговых трав на задернение, создаваемое *Festuca valesiaca* Gaud., *Carex praecox* Schreb., *Festusa rubra* L. и *Nardus stricta* L.[1]

Лесоведы при изучении воздействия древесных пород на растущие под их пологом травы используют понятие «фитогенное поле особи», оценивая градации его напряженности по расстоянию от ближайшего ствола с учетом диаметра последнего (Котов, 1983). При этом радиусы фитогенных полей деревьев находятся в «метровом диапазоне». Для лугов такой подход малоприемлем, поскольку даже у крупных особей плотнокустовых злаков ширина фитогенного поля («кольца») не превышает нескольких сантиметров (Жукова, 1967), а у побегов корневищных дернообразователей фитогенное поле вообще неуловимо. Поэтому применительно к лугам приходится говорить о фитогенном поле не особи, а ценопопуляции, оценивая его проективным обилием на пробных площадках (Куркин, 1998).

Методика нашей работы сводилась к следующему. Из большого массива геоботанических описаний, выполненных в 1983—1989 гг. и охвативших пойму Средней Оки на всем ее протяжении, отбирались описания, в которых проективное обилие вышеперечисленных дернообразующих видов было не менее 10 %. При этом выбраковывались те описания, в которых кроме основного дернообразователя имелись и другие дернообразующие виды с проективным обилием более 5 % (с тем, чтобы выявить эффект каждого дернообразователя «в чистом виде»).

Далее, описания с доминированием одного и того же дернообразователя распределялись по ступеням его доминирования (ступеням задернения) с интервалом между ними 10 %-го проективного обилия: 10 % (от 1 до 15 %), 20 (от 16 до 25 %), 30 (от 26 до 35 %) и т. д.

В ряде случаев количество описаний, относящихся к нижним ступеням задернения (10 и 20 %), значительно превышало таковое на более высоких ступенях. В этих случаях последние укрупнялись (например, 30—40, 50—60 %) с тем, чтобы по возможности выравнять количество описаний по ступеням задернения.

[1] Названия растений даны по «Определителю растений Мещеры» (1986, 1987).

В пределах каждой ступени от описания к описанию обилие большинства видов варьировало от полного их отсутствия до тех или иных максимальных значений. Но это варьирование связано не с задернением, а с прочими факторами. При этом лишь максимальные значения отражают влияние задернения. С учетом этого по каждой ступени задернения для представленных на ней видов брались не средние значения обилия, а максимальные. Это позволило «вынести за скобки» влияние всех прочих факторов и выявить воздействие задернения «в чистом виде».

Реакция луговых трав на задернение, создаваемое типчаком (*Festuca valesiaca*)

Типчак — плотнокустовой злак. От основания его дерновин отходят корни двух типов: мелкие, горизонтально простертые, образующие густую приповерхностную корневую сеть, и крупные, направленные косо вниз (Шалыт, 1950).

Типчак обладает свойствами факультативного эфемероида (Чугунов, 1940; Ларин, 1956; Куркин, 1961, и др.). В Окской пойме он приурочен к высоким редко заливаемым гривам с песчаными почвами, прикрытыми сверху тонким слоем аллювиального суглинка. Здесь он в годы весенних засух (например, в 1984, 1986, 1992 и 1993 гг.) частично «выгорает» уже во 2-й половине мая. Это осложняет учет его проективного обилия. При описаниях нами определялось раздельно проективное обилие «выгоревших» побегов и сохранившихся живыми (зелеными). Однако в данном сообщении используются данные только по зеленым побегам. Поскольку весеннее выгорание побегов типчака является вынужденным (факультативным), реутилизация азота из них практически отсутствует. По данным И. В. Ларина (1956), в степи выгоревшая летом листва типчака содержит 6.4 % протеина, а уходящая в зиму — только 2.9 %. По нашим данным, содержание протеина в выгорающей под воздействием весенних засух листве типчака составляет около 10 % (Куркин, Комахин, 1997). Одновременно с выгоранием побегов типчака отмирает и его приповерхностная корневая сеть (Шалыт, 1950). Между тем в Окской пойме нередко после весенней засухи наступает период обильных летних осадков (например, в 1993 г.). При этом богатая азотом выгоревшая листва типчака быстро разлагается, и продукты ее разложения (прежде всего нитраты) с осадками проходят сквозь выгоревшую дернину в нижележащие песчаные горизонты. Видимо, с этим и связан тот парадоксальный на первый взгляд факт, что увеличение проективного обилия типчака с 10 до 20 и даже до 30 % сопровождается увеличением максимумов проективного обилия целого ряда нитрофильных глубокоукореняющихся видов (*Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Galium verum* L., *Eryngium planum* L., *Potentilla argentea* L., *Achillea millefolium* L., *Berteroa incana* (L.) DC., *Artemisia campestris* L.) (табл. 1).

В отличие от нитрофилов бобовые (*Astragalus danicus* Retz., *Trifolium montanum* L.), а также *Fragaria viridis* Duch. и *Filipendula vulgaris* Moench снижают максимумы своего проективного обилия уже на 2-й ступени задернения (20 %). Реакция бобовых, видимо, связана с их нитрофобностью (Куркин, 1998). Резкое снижение обилия *Fragaria viridis*, по-видимому, определяется тем, что ее максимумы приурочены к годам обилия осадков, когда происходит ее интенсивное вегетативное размножение «усами» (Куркин, Комахин, 1998). Но именно в эти годы интенсивно функционирует поверхностная корневая сеть типчака, препятствующая укоренению «усов» *Fragaria viridis*.

Реакция луговых трав на задернение, создаваемое осокой ранней (*Carex praecox*)

Осока ранняя — длиннокорневищное растение. Ее корневища располагаются на глубине 1—2 см, а корневая система горизонтально простерта и образует в самом верхнем слое почвы (0—2 см) густую корневую сеть (Куркин, 1968). Задернение, создаваемое осокой ранней, имеет относительно равномерный (диффузный) характер даже при невысоком ее проективном обилии.

ТАБЛИЦА 1

Максимальное (потенциальное) обилие луговых трав на различных ступенях задернения, создаваемого типчаком (*Festuca valesiaca*) в пойме р. Оки

Ступень задернения, %	10	20	30	40
Количество описаний	6	17	16	8
Вид	Проективное обилие, % (в скобках — постоянство, %)			
Achillea millefolium	5 (50)	10 (65)	10 (95)	7 (88)
Elytrigia repens	2 (67)	3 (41)	10 (81)	4 (75)
Potentilla argentea	3 (100)	12.5 (100)	12.5 (100)	3 (100)
Berteroa incana	0.1 (50)	9 (65)	11 (38)	sp (63)
Galium verum	5 (100)	5 (59)	12.5 (62)	1.5 (88)
Eryngium planum	rr (17)	0.3 (12)	6.5 (31)	0.5 (13)
Plantago media	1 (33)	2.5 (41)	3 (62)	1 (25)
Artemisia campestris	1 (17)	7.5 (18)	6 (37)	— (0)
Sedum acre	3.5 (17)	12.5 (18)	2.5 (6)	2.5 (25)
Taraxacum officinale	3.5 (67)	3 (35)	3 (37)	2 (88)
Astragalus danicus	10 (50)	7 (59)	2.5 (50)	rr (13)
Trifolium montanum	5 (50)	1.5 (30)	2.5 (38)	1.5 (13)
Fragaria viridis	40 (50)	5 (18)	5 (31)	0.5 (25)
Filipendula vulgaris	12.5 (33)	2 (12)	— (0)	— (0)

Осока ранняя в основном приурочена к легким почвам, доминируя в отличие от типчака на более пониженных заливаемых паводками местоположениях. В Окской пойме она вегетирует, не «выгорая», но в связи с затенением более высокорослыми травами ее проективное обилие редко превышает 20%. Поэтому градиент задернения представлен лишь двумя ступенями (10 и 20%). Как показывают данные табл. 2, при переходе от 1-й ступени задернения ко 2-й отсутствуют виды, увеличивающие обилие, а такие нитрофилы, как *Elytrigia repens* и *Achillea millefolim*, явно изреживаются. Это свидетельствует о перехвате корневой сетью осоки ранней нисходящего потока азота. Крайне резкое уменьшение обилия *Fragaria viridis*, видимо, связано с тем, что сгущение поверхностной корневой сети осоки ранней препятствует укоренению «усов» *Fragaria*. Среди видов, не снижающих проективное обилие, такие глубокоукореняющиеся и требовательные к аэрации, как *Medicago falcata* L., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub и *Galium verum*. Это говорит о том, что тонкая дернина осоки ранней на легких почвах существенно не ухудшает аэрации нижележащих горизонтов почвы.

В степной зоне надземные части осоки ранней летом «выгорают», приповерхностная корневая сеть засыхает, а корневища переходят в покоящееся состояние (Шалыт, 1950). Как показали наши исследования в пойме р. Хопёр (в пределах Новохопёрского р-на Воронежской обл. и примыкающего к нему с юга Урюпинского р-на Волгоградской обл.), осока ранняя является здесь массовым видом, а ее проективное обилие местами достигает 70%. Это позволяет проследить реакцию видов трав в пределах широкого диапазона ступеней задернения.

Как показывают данные табл. 3, большинство нитрофильных глубокоукореняющихся видов на усиление задернения здесь реагирует повышением максимального обилия (до известного предела). При этом у *Potentilla argentea* и *Galium ruthenicum* Willd. оптимум достигается на 2-й ступени задернения (20%), у *Elytrigia repens*, *Eryngium planum*, *Tanacetum vulgare* L. и *Limonium latifolium* (Smith) Kuntze — на 3—4-й ступенях (30—40%), а у особо глубокоукореняющегося *Convolvulus arvensis* L. — на высших ступенях задернения (50—70%). Глубокоукореняющийся нитрофильный и требовательный к аэрации почвы *Bromopsis inermis* на всех ступенях задернения осокой ранней достигает максимально возможного обилия, поскольку

ТАБЛИЦА 2

Максимальное (потенциальное) обилие луговых трав на различных ступенях задернения, создаваемого осокой ранней (*Carex praecox*) в пойме р. Оки

Ступень задернения, %	10	20
Количество описаний	21	11
Вид	Проективное обилие, % (в скобках — постоянство, %)	
Medicago falcata	12.5 (66)	12.5 (45)
Galium verum	12 (62)	12 (54)
Astragalus danicus	20 (38)	20 (45)
Sedum acre	7 (19)	8 (27)
Bromopsis inermis	6 (29)	6 (56)
Eryngium planum	2 (19)	2 (27)
Achillea millefolium	10 (57)	4 (45)
Potentilla argentea	15 (62)	5 (54)
Plantago media	6 (48)	3 (45)
Elytrigia repens	20 (62)	7 (73)
Fragaria viridis	40 (24)	3 (36)

сумма проективных обилий *Carex* и *Bromopsis* на всех ступенях остается равной примерно 70%. Большинство остальных видов, не обладающих нитрофильностью, явно снижает свое обилие уже на 2-й ступени задернения (20%). Однако это, вероятно, связано не только с прямым воздействием задернения, но и с разрастанием нитрофилов. Катастрофическое уменьшение обилия уже на 2-й ступени задернения *Tragopogon orientalis* L. (табл. 3), вероятно, связано с тем, что сгущение поверхностной корневой сети осоки ранней препятствует семенному возобновлению этого двулетника.

ТАБЛИЦА 3

Максимальное (потенциальное) обилие луговых трав на различных ступенях задернения, создаваемого осокой ранней (*Carex praecox*) в пойме р. Хопёр

Ступень задернения, %	10	20	30—40	50—70
Количество описаний	28	20	21	8
Вид	Проективное обилие, % (в скобках — постоянство, %)			
Convolvulus arvensis	sp (7)	sol (5)	2.5 (5)	12 (25)
Limonium latifolium	sp (10)	sp (15)	2.5 (9)	2 (37)
Eryngium planum	1.5 (32)	3 (15)	5 (19)	2.5 (37)
Elytrigia repens	5 (39)	12 (35)	25 (33)	5 (87)
Tanacetum vulgaris	1.5 (43)	2.5 (25)	5 (24)	— (0)
Galium ruthenicum	12 (79)	17 (55)	15 (48)	sp (37)
Potentilla argentea	12 (53)	25 (40)	12 (43)	2.5 (37)
Bromopsis inermis	60 (75)	50 (70)	25 (38)	12 (62)
Sanguisorba officinalis	35 (36)	25 (20)	5 (24)	sp (37)
Phlomis tuberosa	8 (14)	5 (10)	3.5 (14)	1.5 (12)
Ranunculus polyanthemos	3 (46)	2 (25)	sp (19)	0.5 (25)
Vicia cracca	6 (46)	5 (30)	6 (29)	sp (37)
Tragopogon orientalis	6 (33)	sp (30)	sol (5)	— (0)

Реакция луговых трав на задернение, создаваемое овсяницей красной (*Festuca rubra*)

В отличие от типчака и осоки ранней овсяница красная в Окской пойме приурочена преимущественно к тяжелосуглинистым почвам. Ее проективное обилие на этих почвах лимитируется затенением более высокорослыми видами трав и редко превышает 20%. Поэтому репрезентативными могут рассматриваться данные лишь по первым двум ступеням задернения (10 и 20%). 3-я ступень (30%) встречена нами лишь в 4 описаниях, данные по ней следует рассматривать лишь как ориентировочные (табл. 4).

Корневища и узлы кущения у овсяницы красной располагаются в среднем на глубине 0.7 см (Куркин, 1957, 1968). Основная масса ее корневой системы горизонтально простерта и сконцентрирована в слое 1—5 см. Корни имеют малый диаметр и обильно оветвлены волосовидными корешками высших порядков. При своем росте они «закупоривают» капиллярную скважность тяжелосуглинистых почв. Создаваемая овсяницей красной, дернина является эффективным «перехватчиком» поступающих сверху ресурсов (Куркин, Медведева, 1983). Это находит отражение в том, что большинство видов явно снижает свое обилие уже при переходе от 1-й ступени задернения (10%) ко 2-й (20%). При этом среди видов, уменьшающих свое обилие, преобладают нитрофилы и виды, требовательные к аэрации почвы. Характерно, что *Elytrigia repens*, являющийся облигатным нитратофилом (Куркин, Тихоненко, 1958), но относительно индифферентным по отношению к аэрации почвы, по градиенту задернения снижает свое обилие весьма умеренно. Напротив, *Bromopsis inermis*, который очень требователен к аэрации почвы и наиболее отзывчив на ее улучшение (Ковалевский, Куркин, 1982), малообилен уже на 1-й ступени задернения и полностью отсутствует на 3-й ступени (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Максимальное (потенциальное) обилие луговых трав на различных ступенях задернения, создаваемого овсяницей красной (*Festuca rubra*) в пойме р. Оки

Ступень задернения, %	10	20	30
Количество описаний	24	18	4
Вид	Проективное обилие, % (в скобках — постоянство, %)		
Astragalus danicus	17 (29)	22 (39)	20 (50)
Trifolium pratense	6 (42)	9 (50)	17 (50)
T. montanum	2 (37)	6 (44)	1 (25)
Fragaria viridis	25 (33)	30 (39)	10 (75)
Achillea millefolium	11 (75)	15 (77)	3 (75)
Ranunculus polyanthemos	0.5 (42)	2 (39)	un (25)
Plantago media	20 (66)	20 (61)	10 (100)
Potentilla argentea	2 (54)	2 (72)	2 (50)
Filipendula vulgaris	40 (29)	20 (17)	12 (33)
Taraxacum officinale	20 (50)	2.5 (78)	1.5 (75)
Elytrigia repens	15 (50)	12.5 (72)	9 (75)
Galium verum	15 (70)	4 (60)	7 (75)
Medicago falcata	10 (50)	2.5 (66)	1 (25)
Phleum pratense	6 (46)	4 (55)	3 (25)
Festuca pratensis	6 (50)	3 (39)	0.1 (25)
Veronica chamaedrys	6 (50)	3 (33)	1 (25)
Geranium pratense	5 (38)	sp (17)	rr (25)
Bromopsis inermis	4 (33)	2.5 (39)	— (0)

В отличие от нитрофилов бобовые, являющиеся нитрофобами (Куркин, Медведева, 1983; Куркин, 1998), при переходе от 1-й ступени задернения (10 %) ко 2-й (20 %) повышают свое обилие (табл. 4). Исключение составляет *Medicago falcata*. Ее отрицательная реакция на усиление задернения овсяницей красной, вероятно, связана с ухудшением при этом аэрации почвы. По данным наших многолетних опытов, *Medicago falcata* в отличие от других бобовых на тяжелосуглинистых почвах изреживается под воздействием орошения с частыми поливами (с предполивным порогом 85 % НВ), ухудшающим аэрацию нижней части корнеобитаемого слоя (Куркин, Бобнева, 1974).

В итоге можно утверждать, что дернина, создаваемая овсяницей красной, в условиях Окской поймы перехватывает нисходящий поток азота и явно ухудшает аэрацию нижележащих горизонтов тяжелосуглинистых почв.

Реакция луговых трав на задернение, создаваемое белоусом торчащим (*Nardus stricta*)

Белоус торчащий представляет особый тип кущения — корневищно-плотнокустовой. Его парциальные особи — корневища, плотно усаженные внутривлагалищными (интравагинальными) побегами (Смирнов, 1958). При этом на отмирающей части корневищ побеги прошлых лет сохраняются в виде «сухостоя» (отсюда и название белоус). По нашим учетам, на невыпасаемых белоусниках проективное обилие «сухостоя» белоуса в 1.5—4 раза превышает проективное обилие его живых побегов. Сухостой явно повышает конкурентную мощность белоуса, но к задернению прямого отношения не имеет. Поэтому нами использованы описания лишь тех пойменных белоусников, которые подвергаются умеренному выпасу. На них пасущийся скот копытами «вычесывает» сухостой, не нарушая дернины, благодаря чему белоус представлен только зелеными побегами.

Белоус весьма светолюбив (Работнов, 1956). Поэтому при малом обилии он не выдерживает конкуренции за свет и выпадает из ценоза. По нашим данным, в пойме минимальным «порогом преуспеяния» для него является 20 % проективного обилия.

Белоус обладает мощной корневой системой, которая включает: 1) массу тонких корней, направленных горизонтально и образующих мощную плотную дернину; 2) густую «щетку» относительно толстых корней, первоначально веерообразно расходящихся косо вниз, но ниже дернины приобретающих вертикальное направление и достигающих уровня почвенно-грунтовых вод (Шалыт, 1950).

В Окской пойме белоусники приурочены к тем частям песчаных надпойменных террас, которые вследствие эпейрогенического опускания стали заливаться паводковыми водами и таким образом вошли в состав притеррасной части поймы. Приподнятые участки такого притеррасья заняты белоусниками, а пониженные — черноольховыми топями. Богатые азотом почвенно-грунтовые воды черноольшаников подпитывают бедные оподзоленные пески прилегающих к ним белоусников.

Контраст между обедненностью верхних горизонтов почвы пойменных белоусников и обогащенностью азотом нижних горизонтов находит отражение в экологической разнородности их флористического состава: наряду с видами, характерными для бедных и небогатых почв (*Nardus stricta*, *Hieracium pilosella* L., *Luzula pallescens* L., *Viola canina* L.), в состав фитоценозов входят виды нитрофильные и отзывчивые на азот (*Festuca pratensis* Huds., *Galium verum*, *Achillea millefolium*, *Glechoma hederacea* L., *Phleum pratense* L.). На исходной ступени задернения (20 %), когда имеются незадерненные белоусом микроучастки, нитрофилы относительно обильны (табл. 5). При переходе к более высокой ступени задернения (30—40 %) поведение этих видов явно неоднозначно. Наиболее глубокоукореняющийся *Galium verum* и требовательная к аэрации почвы *Festuca pratensis* практически выпадают из ценоза. Менее требовательная к аэрации *Phleum pratense* снижает свое обилие весьма умеренно, а мелкоукореняющаяся *Glechoma hederacea* даже увеличивает свое обилие. Увеличивают свое

ТАБЛИЦА 5

Максимальное (потенциальное) обилие луговых трав на различных ступенях задернения, создаваемого белоусом торчащим (*Nardus stricta*) в пойме р. Оки

Ступень задернения, %	20	30—40	50—60
Количество описаний	8	9	5
Вид	Проективное обилие, % (в скобках — постоянство, %)		
Hieracium pilosella	— (0)	15 (20)	10 (40)
Luzula pallescens	1 (63)	5 (55)	2 (60)
Viola canina	2 (50)	4 (77)	0.1 (80)
Potentilla anserina	4 (50)	8 (33)	0.5 (20)
Glechoma hederacea	4 (63)	8 (44)	3 (20)
Ranunculus acris	2.5 (63)	3 (66)	rr (40)
Achillea millefolium	4 (100)	4 (66)	2 (100)
Plantago lanceolata	8 (63)	6 (44)	sol (40)
Phleum pratense	2 (38)	1.5 (44)	— (0)
Galium verum	5 (50)	sol (33)	rr (40)
Festuca pratensis	5 (25)	rr (22)	— (0)

обилие и все прочие мелкоукореняющиеся виды (*Hieracium pilosella*, *Luzula pallescens*, *Viola canina*, *Potentilla anserina* L.), причем особенно резко — олиготрофная *Hieracium pilosella* (табл. 5). Все это свидетельствует о том, что: 1) азот в почву поступает здесь не сверху, а снизу; 2) дернина белоуса перехватывает у нижележащих горизонтов почвы идущий сверху поток кислорода.

Заключение

Оценка степени (ступени) задернения по проективному обилию дернообразующих видов, а реакции луговых трав — по максимальному (=потенциальному) их обилию на различных ступенях задернения позволили выявить специфику воздействия различных дернообразователей. Так, увеличение проективного обилия типчака (*Festuca valesiaca*) с 10 до 20—30% сопровождается увеличением проективного обилия глубокоукореняющихся нитрофилов и уменьшением обилия бобовых. Следовательно, создаваемая типчаком дернина практически не ухудшает аэрации нижележащих горизонтов и обогащает их азотом. Напротив, увеличение проективного обилия овсяницы красной (*Festuca rubra*) с 10 до 20% сопровождается увеличением потенциального обилия бобовых при уменьшении обилия как нитрофилов, так и видов, требовательных к аэрации почвы. Следовательно, дернина овсяницы красной перехватывает нисходящие потоки как азота, так и кислорода воздуха, ухудшая аэрацию и обеспеченность азотом нижележащих горизонтов. Наконец, увеличение проективного обилия белоуса (*Nardus stricta*) с 20 до 30—40% сопровождается выпадением требовательных к аэрации почвы видов и увеличением обилия всех мелкоукореняющихся видов, причем как олиготрофных, так и нитрофильных. Следовательно, создаваемая белоусом дернина специализирована на перехвате нисходящего потока кислорода и существенно ухудшает аэрацию нижележащих горизонтов почвы.

Полученные результаты следует рассматривать лишь как рекогносцировочные, поскольку они основаны на описаниях, сделанных с другой целью (классификации растительности). В связи с этим количество описаний, характеризующих высшие ступени задернения, недостаточно для получения репрезентативных выводов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вильямс В. Р. Основы земледелия. Естественно-научные основы луговодства или луговедение. М., 1922. Ч. 2. 298 с.

Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // Тр. Центрально-черноземного заповедника им. В. В. Алехина. Воронеж, 1962. Вып. 7. 510 с.

Жукова Л. А. Изменения возрастного состава популяции луговика дернистого на Окских лугах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1967. 18 с.

Котов С. Ф. Количественная оценка эдификаторной роли видов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 23 с.

Ковалевский П. Г., Куркин К. А. Эффективность глубокого рыхления при осушении лугов // Гидротехника и мелиорация. 1982. № 4. С. 55—57.

Куркин К. А. Луга Барабы и их улучшение. М., 1957. 148 с.

Куркин К. А. Эдификаторы и ассектаторы настоящих лугов Барабинской лесостепи // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73. Вып. 1. С. 29—41.

Куркин К. А. Летний и многолетний покой травянистых многолетников Барабинской лесостепи // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 11. С. 1564—1581.

Куркин К. А. Методика структурно-функционального анализа корневой массы луговых фитоценозов // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 6. С. 833—844.

Куркин К. А. Опыт мониторинга пойменных лугов. Динамика устойчивости фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 5. С. 37—44.

Куркин К. А. Взаимоотношения растений в луговых фитоценозах: особенности, типы, механизмы // Экология. 1998. № 6. С. 419—423.

Куркин К. А., Бобнева А. П. Изменения травостоя естественных пастбищ Окской поймы под воздействием орошения и удобрения // Мелиорация земель Мещерской низменности. Рязань, 1974. С. 98—114.

Куркин К. А., Комахин П. И. Опыт экологической классификации растительных пойменных лугов. Оценка укосной продуктивности лугов Окской поймы // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 8. С. 35—47.

Куркин К. А., Комахин П. И. Разногодичная изменчивость остепненных лугов с типчаком (*Festuca valesiaca*) в пойме р. Оки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 6. С. 26—33.

Куркин К. А., Медведева А. С. Экологические механизмы трансформации фитоценозов краткопоемных лугов под воздействием орошения, удобрения и режимов отчуждения // Экология. 1983. № 6. С. 3—8.

Куркин К. А., Тихоненко Т. И. Нитратофильные растения и критерии нитратофильности // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 12. С. 1682—1689.

Ларин И. В. Festuca L. — овсяница // Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. 1956. Т. 1. С. 382—400.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Работнов Т. А. Nardus L. — белоус // Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. 1956. Т. 1. С. 428—432.

Работнов Т. А. О термине «дернина» // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 8. С. 1229—1230.

Смирнов П. А. Флора Приокско-террасного государственного заповедника. М., 1958. 246 с.

Чугунов Л. А. Луговодство. Л., 1940. 367 с.

Шалыт М. С. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов // Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 205—442.

Шенников А. П. Опыт количественного определения степени задернения луговых почв // Матер. Вологодск. с.-х. опытной станции. 1925. 122 с.

Шенников А. П. Луговедение. Л., 1941. 510 с.

SUMMARY

The turfness degree is evaluated as a projective abundance of turf-forming species, and the response of meadow grasses to the turfness as their maximum (=potential) abundance at various stages of turf development. The increase of the projective abundance of *Fectuca valesiaca* from 10 to 20 % is followed by the expansion of deeply rooting nitrophilous plants and the decrease of the legume abundance. Otherwise, the increase of the projective abundance of *Festuca rubra* from 10 to 20 % is followed by the abundance increase of the most legumes and the decrease of both the nitrophilous plants and the species sensitive to the soil aeration. The increase of the projective abundance of *Nardus stricta* from 20 to 30—40 % is followed by a drop out of the species sensitive to the soil aeration. The revealed regularities are interpreted.

УДК 581.526.3:581.9(204)

© К. Ф. Хмелев, Н. Ю. Хлызова

БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ПОЙМЕННЫХ ОЗЕР ВЕРХНЕГО И СРЕДНЕГО ДОНА

K. F. KHMELEV, N. Yu. KHLYZOVA. BIOECOLOGICAL PECULIARITIES OF FLORA OF FLOODPLAIN LAKES OF THE UPPER AND THE MIDDLE DON

Воронежский государственный университет
Поступила 06.03.2001

Изложены результаты исследования флоры 78 пойменных озер Верхнего и Среднего Дона. Обоснован объем понятия «флора водоема» с позиций эколого-типологического подхода. Представлены результаты систематического, эколого-типологического, биологического анализов. Рассмотрены вопросы охраны редких видов.

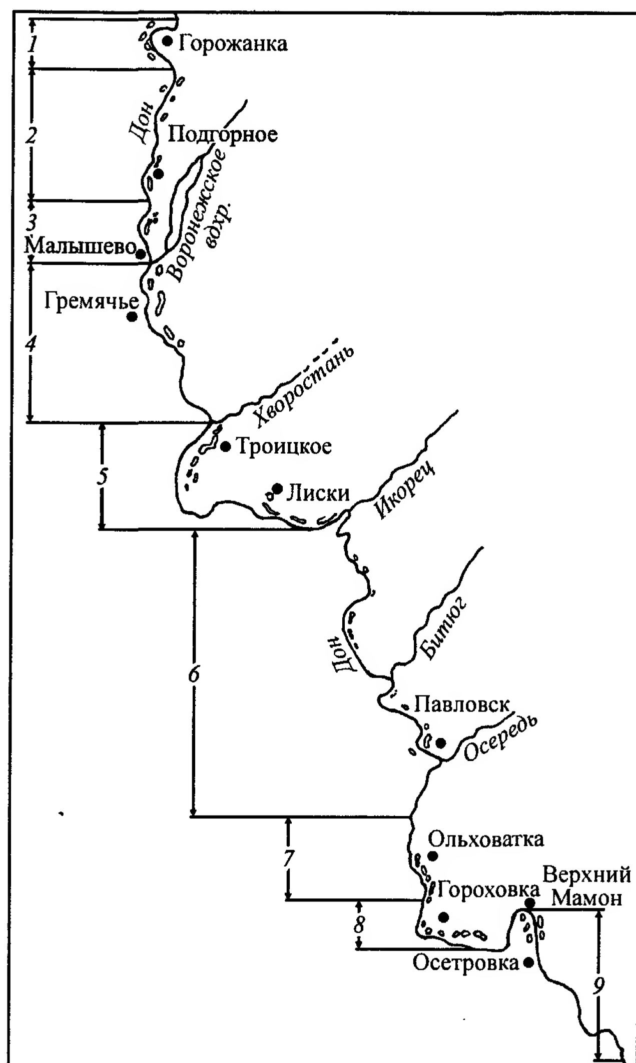
Ключевые слова: экотоп, система, флора, водоем, пойменные озера, Дон.

Сведения о флоре и растительности пойменных озер Верхнего и Среднего Дона фрагментарны и содержатся преимущественно в общих обзорах растительности (Камышев, 1952; Козо-Полянский, 1953) и флористических сводках (Камышев, Хмелев, 1972, 1976). К числу специальных публикаций относятся лишь работы Т. И. Санниковой (1960) и Н. С. Камышева (1962).

Планомерное изучение растительного покрова пойменных озер долины Верхнего и Среднего Дона было начато нами в 1990 г. В настоящее время обследовано 78 водоемов на участке протяженностью 700 км от с. Горожанка Рамонского р-на Воронежской обл. до с. Белая Горка на границе Воронежской и Ростовской областей. В пределах этой территории большинство озер располагается в левобережной части поймы, образуя группы (см. рисунок). На участке Верхнего Дона (до устья р. Воронежа) выделяются 3 озерные группы: Горожанская (с. Кривоборье—с. Горожанка), Подгоренская (с. Новоживотинное—пос. Придонской), Малышевская (с. Орловка—с. Малышево). В пределах долины Среднего Дона (ниже устья р. Воронежа) их насчитывается 6: Гремяченская (устье р. Воронежа—с. Каменно-Верховское), Троицко-Лискинская (устье р. Хворостани—устье р. Икорца), Павловская (устье р. Икорца—устье р. Казинки), Ольховатская (с. Ольховатка), Гороховская (с. Гороховка), Осетровско-Мамонская (с. Верхний Мамон—с. Осетровка).

Озера долины Верхнего и Среднего Дона принадлежат к пойменному типу и представляют собой элементы генетической системы, сформировавшейся в результате развития реки и ее долины в пространстве и во времени. Наиболее характерными для пойменного ландшафта являются водоемы, происхождение которых связано с различными типами руслового процесса (Ковалев, 1960; Пиньковский, 1973).

Образование озер, имеющих продолговатую форму и расположенных в виде цепи параллельно основному руслу реки, обусловлено незавершенным меандрированием. Этот тип руслового процесса наблюдается на участках с низкой, сильно затопляемой поймой. Цикл развития излучины в этом случае прекращается до достижения ею формы петли вследствие образования спрямляющего потока, который постепенно, благодаря большему уклону, чем в основном русле, становится главным руслом. Водоемы такого происхождения часто имеют характерные названия — Старый Дон, Донище, Стародонье.



Карта-схема размещения озерных групп в пойме Верхнего и Среднего Дона.

Группа озер: *1* — Горожанская, *2* — Подгоренская, *3* — Малышевская, *4* — Гремяченская, *5* — Троицко-Лискинская, *6* — Павловская, *7* — Ольховатская, *8* — Гороховская, *9* — Осетровско-Мамонская.

Озера-старицы подковообразной формы образуются при свободном меандрировании однорукавного русла, блуждающего по широкой долине. При этом на начальном этапе происходит формирование кольцевидного протока. Постепенно в его верхней части аккумулируются аллювиальные наносы и он превращается в затон. Завершающей стадией этого процесса является образование озера вследствие заполнения аллювием нижнего конца затона. О происхождении озер таким путем часто свидетельствуют их названия — Кривое, Костенское Кривое, Каменское Кривое. Меандрирование реки значительно усиливается на участках долины перед положительными неотектоническими структурами (Хмелев, 1985; Хмелев, Хлызова, 1992; Хлызова, 1999). Особенности руслового процесса Дона на рассматриваемом участке и особенности локализации настоящих озер в значительной степени обусловлены влиянием Воронежского, Аношкинского, Пуховского, Колодежанского, Буйловского, Топиловского и Верхнемамонского локальных поднятий (Раскатов и др., 1976).

Озера-старицы правобережной поймы Дона немногочисленны и располагаются в ее прирусловой и центральной частях (Горожанская, Осетровско-Мамонская группы). Наблюдаются процессы формирования молодых пойменных правобережных водоемов у с. Горожанка и с. Коротояка.

В долине Дона на рассматриваемом участке, кроме озер старичного генезиса, имеются также водоемы вторичного происхождения. Впервые для поймы Дона выше устья р. Битюга они были описаны Л. Г. Раменским (1938) и названы вешняками или озерами размыва. Их формирование происходит во время весеннего половодья, когда в качестве дополнения к главному руслу реки разливаются глубокие весенние русла, бороздящие пойму. Летом они могут пересыхать, а наиболее глубокие из них остаются обводненными и распадаются на отдельные озера, расположенные в виде цепи. Водоемы размыва характерны для среднего течения Дона, где местное население называет их ямками.

Большинство пойменных водоемов долины Верхнего и Среднего Дона по своим морфометрическим характеристикам относится к категории малых — их площадь не превышает 10 га. Число крупных озер, площадь которых 10—20 га, невелико: Погоново, Назарово (Назар), Степное, Песковатское, Волочильное. Средние глубины пойменных водоемов — 2.5—3 м; максимальные достигают 5—11 м и приурочены к местам быстротекущих весенних вод, которые способствуют локальному углублению озерной котловины (Ковалев, 1960).

Питание и режим уровней пойменных озер находятся в прямой зависимости от гидрологического режима реки и ее половодья. Многие водоемы поймы соединены протоками-ериками между собой и основным руслом (Подклетненское, Погоново, Бодеевское, Зуй, Малое Гороховское и др.). Большинство из них сильно заилено или окружены кустарниками. Течение воды в протоках затруднено, а летом прекращается. В маловодные годы многие озера центральной и особенно притеррасной части поймы не заиливаются. Побережье большинства пойменных озер долины Верхнего и Среднего Дона заняты средне- и долгопоемными лугами, а также незначительными по площади массивами черноольшаников и белотополевников, распространенных преимущественно в южной части рассматриваемой территории (Камышев, Хмелев, 1972, 1976).

Одной из наиболее сложных задач, возникающих при анализе флоры континентальных водоемов, является определение ее объема. Подходы к решению этой проблемы различны. Соответственно неодинаковы наборы систематических таксонов и экологических групп растений, рассматриваемых исследователями в рамках этого понятия (Gessner, 1955; Cook, 1974; Westlake, 1975; Распопов, 1977, 1978; Катанская, 1981; Барсегян, 1982; Белавская, 1982, 1994; Spence, 1982, и др.).

Для устранения субъективизма при анализе флоры водоемов В. Н. Тихомиров и А. В. Щербаков (Тихомиров, Щербаков, 1993; Щербаков, Тихомиров, 1994) предлагают рассматривать в ее составе «водное ядро», образованное водными и земноводными видами, и вспомогательную группу — прибрежноводные виды и виды переувлажненных местообитаний. А. Н. Краснова (1999) использует для решения этой проблемы подходы современной сравнительной флористики и выделяет типологические комплексы. Однако, предлагая конструктивные подходы, авторы этих работ придерживаются традиционных для гидроботаников взглядов на водоем, не подвергая его комплексному анализу как гетерогенную среду обитания.

Для определения объема этого понятия нами используется эколого-типологический подход (Раменский, 1938; Troll, 1970), позволяющий дать комплексную оценку экологической неоднородности водоемов и выделить отражающие ее флористические типологические комплексы. С этих позиций флору водоема можно рассматривать как совокупность видов в границах территории водного объекта как материальной природной системы, топологические элементы которой являются результатом средообразующей деятельности воды с учетом ее временны́х режимов и последующей трансформации их (экотопов) растительностью.

Водоем — полисистемный объект, одновременно являющийся предметом изучения многих научных дисциплин. Создание целостного представления о нем как

природной системе и выявление ее границ возможно на основе теоретических положений системно-интегративного аспекта системной парадигмы (Тюхтин, 1988). Это требует анализа и синтеза односторонних системных «срезов», т. е. представлений о континентальных водоемах, накопленных различными науками.

Поверхность Земли представляет собой экологическую систему «сегментов бассейнов крупных рек» (Кожова, 1993) или мегаэкосистем (Дружинин и др., 1993). На этом уровне организации биосферы, определяемом А. П. Фиськовым (1986) как бассейновый, элементарной единицей является биогеоценотический бассейн. Он представляет собой эволюционирующую материальную систему, состоящую из взаимосвязанных и взаимообусловленных биогеоценозов и гидробиоценозов, территориально приуроченных к одному из элементов гидрографической сети.

В то же время, согласно определению В. Н. Селезнева (1991), континентальные водоемы — это дискретный способ существования и одна из форм проявления гидросферы, в которой ее материальный носитель — вода — находится в жидком агрегатном состоянии. Пространственная гетерогенность (экотопическая расчлененность) водоемов суши определяется параметрами водных потоков или их масс — энергетикой, временны́ми характеристиками (продолжительность и(или) постоянство) и двуединством. Дуалистичность водного потока проявляется в том, что он выступает как единство потока воды и потока аллювия, который представляет собой не просто динамическую примесь, а составную часть единого целого (Chikmay, 1974; West, 1978; Кузнецов, 1986). Таким образом, формирование водно-аллювиальных экотопов — сложный морфодинамический процесс, в который всегда вовлечены обе составляющие водного потока.

Особенности процесса формирования экотопов, рассмотренные Н. А. Лабзовским (1977) и Д. М. Беловым (1992), позволяют выделить границы водоема как гидрологической системы. Величина зоны, соответствующая линии обрушения волны 1 %-й обеспеченности и вмещающая процессы движения наносов, образующих берег, определяет внешнюю границу водоема. С позиций гидрологии, здесь наблюдается разрыв единой структуры течений водоема и появляется их новый тип за счет трансформации энергии волн, подходящих под косым углом к берегу, в энергию водного потока. С точки зрения физики волн, здесь образуется их новый класс — волны перемещения (Белов, 1992). На топологическом уровне эта часть водоема соответствует такой ландшафтной единице, как группа урочищ (подурочищ) надводных песчаных кос (Мильков, Федотов, 1967; Дроздов, 1974). Эту зону мы называем зоной периодического воздействия воды как средообразующего фактора. Ее размеры непостоянны и зависят от колебания уровня, высоты волн и опосредованно от хода процесса переформирования береговой зоны.

Следующей границей является береговая, которая совпадает с верхней линией контакта водной среды и суши в летнюю межень. Ее размеры зависят от уровенного режима и величины ветрового волнения, а положение определяется геоморфологическими характеристиками надводной части берега. Топологически она соответствует группе урочищ (подурочищ) прибрежного мелководья. Эту часть водоема мы называем зоной переменного воздействия воды как средообразующего фактора.

Далее в глубь водоема располагается зона постоянного воздействия воды или группа урочищ прибрежного глубоководья. Как и предыдущая, она сформирована воздействием волн с обеспеченностью 10—90 %. Обе зоны в водоеме образуют слабо изогнутую отмель, угол наклона которой к центральной его части зависит от размеров частиц грунта (Лабзовский, 1977). Глубину нижней границы пологой части этой отмели, по мнению И. М. Распопова (1985), можно считать нижней границей литорали.

Таким образом, водоем представляет собой систему водно-аллювиальных экотопов, сформированных в результате периодического, переменного и постоянного воздействия воды как средообразующего фактора. Каждой зоне соответствует определенный типологический флористический комплекс: псаммофитон, аэрогидрофитон, гидрофитон (расположены по мере продвижения к центру водоема). Виды,

слагающие эти комплексы, могут заселять первичные, не измененные растительностью, экотопы (Ипатов, Кирикова, 1997) и вторичные (производные), трансформированные жизнедеятельностью растительных сообществ экотопы (Troll, 1970) или текущие биотопы (Ипатов, Кирикова, 1997).

Первичные экотопы характеризуют латентную (до заселения растениями) и геобиогенную стадии развития водоема. Вторичные экотопы (заболачивающиеся и заболоченные участки, сплавины) — это результат развития первичных во времени, появление которых обусловлено воздействием эндо- и экзогенных факторов, тесно связаны с особенностями литолого-геоморфологического и тектонического строения территории и свидетельствуют о переходе водоема или его части в следующую фазу — ювенильную. Границей между геобиогенной и ювенильной стадиями может служить слой торфа, мощность которого не позволяет корням основной массы растений достигать материнской породы (Хмелев, 1985).

Следовательно, водоем можно рассматривать как интегрированную систему экотопов, находящихся на разных этапах развития. Соответственно его флора также неоднородна и является водно-болотной. Однако, в отличие от А. Н. Красновой (1999), мы не выделяем болотную фракцию в особый комплекс — палюдофитон, а в пределах ранее обозначенных эколого-типологических флористических комплексов рассматриваем следующие группы видов: 1) обитающие только на первичных экотопах (облигатные); 2) обитающие и на первичных, и на вторичных экотопах (облигатно-факультативные); 3) обитающие только на вторичных экотопах (факультативные). Ее основу составляют представители двух последних групп. Такой подход позволяет учесть виды болотной фракции, обитающие не только на заболачивающихся побережьях и растущих сплавинах, но и в заболачивающихся подкисленных водах (*Aldrovanda*, *Utricularia*). В зоне периодического воздействия воды, заселяемой видами псаммофитона, к числу вторичных нами отнесены экотопы антропогенного происхождения (искусственные пляжи, места водопоя скота и др.) — антропопсаммофитон. Образованные естественными процессами аккумуляции аллювия и абразии берегов первичные экотопы заселяют виды эупсаммофитона.

Водоем, наряду с рассмотренной материальной системой экотопов, формирует также генезисную (незатопляемые участки поймы, склоны долины) и генезисно-материальную системы (Василевич, 1983). Экотопы последней имеют временную связь с водоемом, а ее границы определяются уровнем весеннего паводка. Здесь дифференцируется луговой эколого-типологический флористический комплекс — пратофитон. Присутствие его представителей на экотопах материальной системы связано с относительным непостоянством рассмотренных ранее границ водоема с разными режимами средообразующей деятельности воды, а также с антропогенным воздействием.

Особая система экотопов формируется при одновременном воздействии поверхностной и подземной составляющей водоема. Это наблюдается в местах выклинивания грунтовых вод. В силу приуроченности этих участков, в большинстве случаев, к эрозионным и эрозионно-тектоническим элементам рельефа (постоянные и временные водотоки, озера) они испытывают различное по длительности воздействие водного объекта. Отличительной чертой формирующихся в таких условиях экотопов, по мнению А. И. Кузьмичева (1992), является их «пионерность» и наличие «краевого эффекта». Он рассматривает их как основную зону жизни для видообразовательных процессов у гигрофитов, последующего расселения и территориальной дифференциации. Этим объясняется видовая перенасыщенность экотопов в местах выхода грунтовых вод. Здесь формируется особый эколого-типологический флористический комплекс, имеющий в научной литературе различные названия — ольшаниковая свита (Зозулин, 1973), родниковый комплекс (Клинкова, 1992), альнетальный комплекс (Кузьмичев, 1992), дримофитон (Краснова, 1999). Его специфика определяется присутствием немногочисленной группы видов, приуроченных к потокам выклинивающихся грунтовых вод. Наиболее точно отражает это обстоятельство, на наш взгляд, термин «родниковый комплекс» или фонтиналиофитон. Наличие в его составе

большого числа видов других комплексов связано не только с проявлением «краевого эффекта», а обусловлено действием закона эквифинальности (Круть, 1978), согласно которому сходные экотопы могут формироваться независимо от способов и путей их образования. Этот комплекс также имеет генетическую связь с рассмотренными выше, но уже не на топологическом, а на более высоком — биосферном уровне.

Определяя систематический объем понятия «флора водоема», мы разделяем точку зрения Щербакова, Тихомирова (1994), считающих, что предметом анализа должны являться списки конкретных систематических групп растений. Это оправдано как с позиций систематики, так и с позиций экологии. Истинно экологический смысл, на наш взгляд, имеет лишь термин «макрофиты» в трактовке F. Gessner (1955), который включает в это понятие все организмы автотрофного блока водных экосистем в отличие от других исследователей (Cook, 1974; Westlake, 1975; Белавская, 1982), принимающих его в усеченном варианте (высшие растения + макроскопические водоросли).

Объектом нашего изучения и анализа являлись сосудистые растения. Флора обследованных водоемов представлена 150 видами, которые относятся к 87 родам, 49 семействам, 4 классам и 3 отделам. Наибольшее число видов насчитывает отдел *Magnoliophyta* — 145 видов, которые распределяются по классам следующим образом: *Liliopsida* — 61 вид, *Magnoliopsida* — 84 вида. Остальные отделы представлены незначительным числом видов: *Equisetophyta* — 2, *Polypodiophyta* — 3. Наиболее богаты видами семейства *Cyperaceae* (17), *Poaceae* (11), *Potamogetonaceae* (10), *Onagraceae* (6), *Polygonaceae* (6), *Brassicaceae*, *Lamiaceae*, *Juncaceae*, *Ranunculaceae*, *Lemnaceae* (по 5), *Asteraceae*, *Chenopodiaceae*, *Scrophulariaceae* (по 4), *Typhaceae* (3). В состав перечисленных семейств входит более 60 % всей флоры. Родовой спектр, составленный в порядке уменьшения числа видов, выглядит следующим образом: *Carex* — 12, *Potamogeton* — 10, *Epilobium* — 6, *Juncus* — 5, *Polygonum* — 4, *Lemna*, *Typha*, *Salix* — по 3. Остальные 78 родов включают по 1—2 вида.

Типологическая структура флоры, отражающая экотопическую и генезисную гетерогенность пойменных водоемов, представлена в таблице. Гидрофитон включает 35 видов, заселяющих экотопы, по отношению к которым вода одновременно выступает как средообразующий фактор и как постоянная среда обитания. Для экотопов центрального мелководья (глубины 0.9—2.0 м) характерны виды с хорошо развитой корневой системой: *Potamogeton berchtoldii*,[1] *P. obtusifolius*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*, *P. praelongus*, *Caulinia minor*, *Najas major*, *Hydrocharis morsus-ranae*, **Elodea canadensis*,[2] *Stratiotes aloides*, *Persicaria amphibia*, *Nymphaea alba*, *N. candida*, *Nuphar lutea*, *Batrachium circinatum*, *B. divaricatum*, *Trapa natans*, *Myriophyllum spicatum*, *M. verticillatum*, *Hippuris vulgaris*, *Callitriche hermaphroditica*, *C. palustris*. Экотопы центрального глубоководья (глубины более 2.0 м) занимают растения, особи которых не имеют погруженной в грунт корневой системы. Они или вовсе лишены корней — *Utricularia vulgaris*, *Ceratophyllum demersum*, **Wolffia arrhiza*, имеющиеся корни выполняют функцию органа равновесия — *Salvinia natans*, **Lemna gibba*, *L. minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrhiza*. Однако, являясь азональными (Матвеев, 1990), эти виды чаще занимают все водное пространство водоема, независимо от глубины.

Группа видов гидрофитона, характерных только для первичных экотопов, немногочисленна и представлена *Najas major* и *Caulinia minor*. Только на вторичных экотопах (текущих биотопах), из числа выявленных видов, обитают *Salvinia natans* и *Utricularia vulgaris*. Остальные представители комплекса могут поселяться как на первичных, так и на вторичных экотопах и составляют основу флоры евтрофных болот (Хмелев, 1985).

Таксономическое разнообразие гидрофитона на обследованных озерах различно. В водоемах Верхнего Дона отмечено 26 видов, при этом наибольшим флористичес-

---

[1] Латинские названия даны без указания авторов по С. К. Черепанову (1995).
[2] Значком «*» обозначены адвентивные виды.

Типологическая структура флоры пойменных озер Верхнего и Среднего Дона

Типологические комплексы	Озерные группы									Общее число видов комплекса и групп
	Верхний Дон			Средний Дон						
	1[1]	2	3	4	5	6	7	8	9	
Гидрофитон	18	23	22	31	26	22	20	23	24	26 : 33[2] / 35(2 : 31 : 2)
Аэрогидрофитон	23	42	41	50	46	43	39	41	35	44 : 50[3] / 51(19 : 32)
Псаммогидрофитон	21	30	23	35	33	33	23	25	27	34 : 35[4] / 37(30 : 7)
Пратофитон	10	10	10	13	13	12	12	11	10	10 : 13 / 13
Фонтиналиофитон	12	13	13	14	14	13	10	9	8	13 : 14 / 14
Общее число видов	84	118	109	143	132	123	104	109	104	127 : 145 / 150

Примечание. [1] Озерные группы: 1 — Горожанская; 2 — Подгоренская; 3 — Малышевская; 4 — Гремяченская; 5 — Троицко-Лискинская; 6 — Павловская; 7 — Ольховатская; 8 — Гороховская; 9 — Осетровско-Мамонская. [2] Гидрофитон: в числителе указано отношение числа видов типологического комплекса, отмеченных для озер Верхнего Дона, к числу видов для озер Среднего Дона; в знаменателе — общее число видов типологического комплекса (облигатные : облигатно-факультативные : факультативные). [3] Аэрогидрофитон: в числителе — как в предыдущем случае. В знаменателе — общее число видов типологического комплекса (облигатно-факультативные : факультативные). [4] Псаммогидрофитон: в числителе — как в предыдущих случаях. В знаменателе — общее число видов (число видов эупсаммофитона : число видов антропопсаммофитона).

ким богатством отличается Подгоренская озерная группа (23 вида). Только здесь (оз. Подклетненское) обнаружена *Wolffia arrhiza* — адвентивный вид, который мог попасть сюда благодаря заносу птицами из Воронежского водохранилища или аквариумистами (водоем находится в черте г. Воронежа). Видовой состав гидрофитона озер Среднего Дона значительно богаче (33 вида). В водоемах этого участка сосредоточена большая часть известных в настоящее время для лесостепной части бассейна Дона популяций *Trapa natans* L. s. l. (Бредихин, Хлызова, 1995; Хлызова, 1997а). Среди озерных групп наибольшее число видов отмечено для Гремяченской (31). Это связано с высокой степенью экотопической расчлененности водоемов, находящихся под одновременным воздействием руслового процесса рек Дона и Воронежа. В целом отмеченная закономерность подчиняется основному биопотамологическому закону, согласно которому в среднем течении равнинных рек и их поймах увеличивается степень экотопической расчлененности и возрастает видовое богатство биоты. К тому же большинство пойменных озер Среднего Дона являются левобережными, т. е. располагаются в пределах Окско-Донской равнины, особенности строения территории которой в значительной степени способствуют интеграции флоры водоемов (Хлызова, 1997б).

Аэрогидрофитон занимает экотопы прибрежного мелководья с глубинами 0.9 м и менее с переменным уровнем воздействия воды как средообразующего фактора. Этот комплекс включает 51 вид, из которых 19 обитают и на первичных, и на вторичных экотопах, а 32 — только на вторичных. Его видовой состав отличается значительным однообразием для озер Верхнего и Среднего Дона, а высокая степень представленности свидетельствует о широком распространении болотообразовательных процессов на исследованных водоемах. Редким для этого комплекса является *Typha laxmanii* — адвентивный вид, отмеченный лишь в одном озере без названия (Горожанская группа). По другим водоемам бассейна Дона он расселяется весьма активно (Хлызова, Агафонов, 1995). В состав рассматриваемого комплекса входит еще один адвентив-

ный вид — *Acorus calamus*, который, напротив, отмечен в водоемах всех озерных групп, за исключением Горожанской.

Псаммофитон включает 37 видов, которые обитают в зоне эпизодического воздействия воды в местах интенсивной абразии берегов и аккумуляции наносов. Группа эупсаммофитона представлена 30 видами, среди которых редким для водоемов лесостепной части бассейна Дона является *Alisma bjorqustii* (озеро без названия, Горожанская озерная группа). В составе этой группы адвентивная фракция немногочисленна и представлена *Echinocystis lobata*, *Epilobium adenocaulon*. Группа антропопсаммофитона включает 7 видов, среди которых *Chenopodium hybridum* и *Bidens frondosa* являются адвентами. Участки водоемов, занимаемые видами рассматриваемого комплекса, наиболее подвержены процессам внедрения адвентивных видов, а также растений сопредельного с ним лугового комплекса — пратофитона. Следует отметить, что численность последнего невелика (13 видов), однако нами учтены лишь виды с высокой степенью встречаемости. Фонтиналиофитон, включающий 14 видов, не отличается разнообразием. К числу редких видов этого комплекса относится *Matteuccia struthiopteris* (Гремяченская группа). Не отмечены такие виды, как *Urtica kioviensis* и *Berula erecta*, характерные для участков выхода грунтовых вод в бассейнах рек Воронежа, Тихой Сосны, Хопра.

В основу системы жизненных форм растений анализируемой флоры положены принципы И. Г. Серебрякова (1964). В соответствии с ними флора водоемов подразделяется на 2 группы: 1) деревья; 2) травы. Внутри этих групп выделяются конкретные жизненные формы по продолжительности жизни и положению почек возобновления. Спектр жизненных форм изученной флоры свидетельствует о том, что наибольшее число видов относится к травянистым многолетникам — 146 видов, среди которых преобладают корневищные гемикриптофиты — 55 и криптофиты — 41. Стержнекорневые многолетники представлены гемикриптофитами — 23 вида и криптофитами — 5. К группе гемикриптофитов относятся преимущественно растения зоны переменного воздействия воды, а в группу криптофитов, наряду с ними, также и виды гидрофитона, почки возобновления которых переживают неблагоприятный зимний период в придонном слое воды или в иле. В прибрежной зоне исследованных водоемов встречаются однолетние терофиты — 20 видов, двулетники представлены 2 видами. Деревья — малочисленная группа, в состав которой входят 4 вида.

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что пойменные озера Верхнего и Среднего Дона являются местом сосредоточения таких редких растений, как *Trapa natans* и *Salvinia natans*, популяции которых нуждаются в охране. В настоящее время памятниками природы являются озера Погоново и Жирово (Гремяченская группа). Однако эта форма охраны по сути оказывается формальной и малоэффективной. Наиболее приемлемой формой сохранения биоразнообразия водоемов является заказник. Частичное ограничение хозяйственной деятельности в пределах его территории позволяет снизить степень опосредованной антропогенной нагрузки на гидрохимический режим водоема, а следовательно, затормозить темпы его зарастания. Перспективными территориями, нуждающимися в режиме охраны ландшафтного заказника, являются Гремяченская (озера Белое, Мужик, Донище, Кривое, Степное), Троицко-Лискинская (озера Орешное, Бодеевское, Чагайдак, Мыльное, Банное) и Гороховская (озера Сокордино, Зуй, Бобер, Стародонье) озерные группы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барсегян А. М. Водно-болотная флора и растительность Армении: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ереван, 1982. 57 с.

Белавская А. П. Основные проблемы изучения водной растительности СССР // Бот. журн. 1982. Т. 69. № 10. С. 1313—1320.

Белавская А. П. Водные растения России и сопредельных государств. СПб., 1994. 63 с.

Белов Д. М. Основные принципы выделения морфодинамических систем береговой зоны // Изв. Русск. геогр. об-ва. 1992. Вып. 4. С. 338—341.

Бредихин А. А., Хлызова Н. Ю. Распространение водяного ореха и вопросы его охраны в водоемах бассейна Среднего Дона // Флористические исследования в Центральной России: Матер. научн. конф. «Флора Центральной России», Липецк, 1—3 февр., 1995 г. М., 1995. С. 108—110.

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 248 с.

Дроздов К. А. Пруды и водохранилища ЦЧО как антропогенные ландшафтные комплексы (урочища и группы урочищ) // Научн. зап. Воронежск. отд. Географич. об-ва СССР. Воронеж, 1974. С. 36—46.

Дружинин И. П., Воронов Б. А., Махинов А. Н. Структура и динамика мегаэкосистем крупных рек и проблема экологического благополучия территории // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тез. докл. Тольятти, 1993. С. 9—10.

Зозулин Г. М. Исторические свиты растительности европейской части СССР // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 8. С. 1081—1092.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.

Камышев Н. С. Естественный растительный покров // Воронежская обл., I. Воронеж, 1952. С. 220—233.

Камышев Н. С. Флора и растительность Дона и его притоков выше Цимлянского водохранилища // Работы Рыбохозяйственной лаборатории Воронежск. ун-та. Воронеж, 1962. С. 127—150.

Камышев Н. С., Хмелев К. Ф. Растительный покров Липецкой области. Воронеж, 1972. 212 с.

Камышев Н. С., Хмелев К. Ф. Растительный покров Воронежской области и его охрана. Воронеж, 1976. 184 с.

Катанская В. М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Л., 1981. 187 с.

Клинкова Г. Ю. Флора водоемов Нижнего Поволжья (в пределах Волгоградской области и некоторых прилегающих районов): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 17 с.

Ковалев Я. К. Физико-географическая и гидрологическая характеристика естественных водоемов Воронежской области // Рыбы и рыбное хозяйство Воронежской обл. Воронеж, 1960. С. 12—36.

Кожова О. М. Экологический мониторинг бассейнов крупных рек // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тез. Междунар. конф., Тольятти, Россия, 6—10 сентября 1993 г. Тольятти, 1993. С. 245—246.

Козо-Полянский Б. М. Растительность Гремяченского района (хозяйственно-ботанический очерк) // Природа и хозяйство Гремяченского района Воронежской обл. Воронеж, 1953. С. 126—154.

Краснова А. Н. Структура гидрофильной флоры техногенно-трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. Рыбинск, 1999. 200 с.

Круть И. В. Введение в общую теорию Земли. М., 1978. 368 с.

Кузнецов В. А. Геохимия речных долин. Минск, 1986. 303 с.

Кузьмичев А. И. Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис. СПб., 1992. 215 с.

Лабзовский Н. А. Формирование береговой отмели водоема // Водные ресурсы. 1977. № 1. С. 151—157.

Матвеев В. И. Динамика растительности водоемов бассейна Средней Волги. Куйбышев, 1990. 192 с.

Мильков Ф. Н., Федотов В. И. Опыт выделения урочищ в русле реки Верхнего Дона // Научн. зап. Воронежск. отд. Географ. об-ва СССР. Воронеж, 1967. С. 26—29.

Пиньковский С. И. Русловой процесс // Ресурсы поверхностных вод СССР. М., 1973. Т. 7. С. 65—68.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.

Раскатов Г. И., Лукьянов В. Ф., Старухин А. А. и др. Тектоника восточной части Воронежского кристаллического массива и его осадочного чехла. Воронеж, 1976. 120 с.

Распопов И. М. Макрофиты, высшие водные растения (основные понятия) // I Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям. Борок, 1977. С. 91—94.

Распопов И. М. О некоторых понятиях гидроботаники // Гидробиол. журн. 1978. Т. 14. № 3. С. 20—26.

Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л., 1985. 200 с.

Санникова Т. И. Растительность естественных водоемов Воронежской области и ее рыбохозяйственное значение // Рыбы и рыбное хозяйство Воронежской обл. Воронеж, 1960. С. 37—66.

Селезнев В. Н. Палео- и неогеоэкологическая эволюционика рек как научная основа прогноза их развития, рационального использования, охраны и мониторинга // Экологические основы природопользования в бассейне Дона. Воронеж, 1991. С. 163—168.

Серебряков И. М. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 146—205.

Тихомиров В. Н., Щербаков А. В. О некоторых подходах к анализу информации по региональным флорам водоемов // Водная растительность водоемов и качество их вод. Петрозаводск, 1993. С. 66—67.

Тюхтин В. С. Актуальные вопросы разработки общей теории систем // Система, симметрия, гармония. М., 1988. С. 10—38.

Фиськов А. П. К вопросу о бассейновом уровне организации в биосфере // Общие проблемы биогеоценологии: II Всесоюз. совещ., 11—13 ноября 1986 г., Москва. М., 1986. Ч. 1. С. 50—51.

Хлызова Н. Ю., Агафонов В. А. О расширении ареала рогоза Лаксмана в Центральном Черноземье // Флористические исследования в Центральной России: Матер. научн. конф. «Флора Центральной России», Липецк, 1—3 февр. 1995. С. 110—112.

Хлызова Н. Ю. К вопросу о возрасте и современном распространении *Trapa natans* L. s. l. в водоемах Верхнего и Среднего Дона // Проблемы реликтов Среднерусской лесостепи в биологии и ландшафтной географии: Матер. научн. конф. посвященной 100-летию со дня рождения С. В. Голицына. Воронеж, 1997а. С. 34—38.

Хлызова Н. Ю. Региональные особенности высшей водной растительности водоемов бассейна Верхнего Дона // Научное наследие П. П. Семенова-Тян-Шанского и его роль в развитии современной науки: Матер. Всероссийск. научн. конф., Липецк, 22—25 апреля 1997. Липецк, 1997б. С. 84—85.

Хлызова Н. Ю. Влияние геолого-геоморфологических факторов на формирование растительного покрова континентальных водоемов // Геоботаника XXI века: Матер. Всероссийск. научн. конф., Воронеж, 14—18 сентября 1999 г. Воронеж, 1999. С. 50—61.

Хмелев К. Ф. Закономерности развития болотных экосистем Центрального Черноземья. Воронеж, 1985. 168 с.

Хмелев К. Ф., Хлызова Н. Ю. Влияние неотектоники на формирование растительности водоемов Среднерусской лесостепи // Проблемы экологии Центрального Черноземья. Воронеж, 1992. Рукопись Деп. в ВИНИТИ. С. 85—102.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Щербаков А. В., Тихомиров В. Н. Трудности анализа региональных флор водоемов и пути их преодоления // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 83—87.

Chikmay C. H. The work of the rivers. London, 1974. 271 p.

Cook C. D. K. Water plants of the world: A manual for the identification of the genera of freshwater macrophytes. Hague, 1974. 561 p.

Gessner F. Hydrobotanik. Berlin, 1955. Bd 1. 517 S.

Spense D. H. N. The zonation of plants in freshwater lakes // Adv. Ecol. Res. 1982. Vol. 12. P. 37—125.

Troll C. Landschaftsökologie (Geoecology) und Biogeocoenologie. Eine terminologische Studie // Rev. Poum. Geol., Geophys., Geogr. Ser. geogr. 1970. T. 14. N 1. P. 9—18.

West E. A. The eguilibrium of natural streams. Norwick., 1978. 231 p.

Westlake D. F. Macrophytes // Ecology. Oxford etc. 1975. P. 106—128.

SUMMARY

Results of research of the flora in 78 floodplain lakes of the Upper and the Middle Don are outlined. The concept of «water body flora» is justified in the context of the ecotypological approach. The results of taxonomic, ecotypological, biological analysis are presented. Problems of the rare species conservation are discussed.

УДК 581.526.422.3(470.13)

© С. В. Дегтева

КЛАССИФИКАЦИЯ ОСИННИКОВ ПОДЗОН ЮЖНОЙ И СРЕДНЕЙ ТАЙГИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

S. V. DEGTEVA. CLASSIFICATION OF ASPEN FORESTS OF SOUTHERN AND MIDDLE TAIGA OF THE KOMI REPUBLIC

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
Сыктывкар
Поступила 21.02.2001

Приведена классификация осинников Республики Коми (подзоны южной и средней тайги). На основе критерия участия в сложении нижних ярусов сообществ наиболее обильных видов (доминантов) и эколого-ценотических групп сопряженных видов выделены 20 ассоциаций осинников, объединенных в 2 типа — зеленомошный и долгомошный и травянистую группу типов, дана их характеристика.
Ключевые слова: осиновые леса, классификация, Республика Коми.

В последние годы возрос интерес исследователей к вопросу динамики растительного покрова. Один из аспектов этой проблемы — классификация производных сообществ. Как показывает анализ литературы, типология вторичных лесных сообществ, сформированных мелколиственными породами — березой, осиной и ольхой серой, разработана в меньшей степени, чем для коренных лесов. Детальные типологические построения выполнены для формаций мелколиственных лесов Белоруссии (Юркевич и др., 1963; 1977, 1979; Юркевич, Гельтман, 1965; Гельтман, 1982). С конца 1970-х годов планомерную инвентаризацию березняков, осинников и сероольшаников Северо-Запада России выполняли специалисты Северо-Западной экспедиции Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН и кафедры геоботаники и экологии С.-Петербургского ун-та (Василевич, 1985, 1996, 1997, 1998, 2000; Дегтева, Ипатов, 1987; Бибикова, 1998). Территория европейского Северо-Востока России долгое время оставалась менее изученной. Типологические исследования лиственных лесов были выполнены около 50 лет назад (Производительные..., 1954) и не охватывали их синтаксономического разнообразия. С 1995 г. специалистами отдела геоботаники и проблем природовосстановления Института биологии Коми НЦ УрО РАН было начато комплексное изучение лиственных лесов подзон южной и средней тайги Республики Коми, одной из основных целей которого была их классификация.

В настоящей статье приводятся результаты классификации массива из 465 описаний осиновых лесов, выполненных в 10 административных районах республики. В процессе сбора материала использованы стандартные методики (Анучин, 1952; Сукачев и др., 1957; Полевая..., 1964; Нешатаев, 1987). Для определения ценотической роли видов нижних ярусов сообществ при выполнении геоботанических описаний использовали шкалу удельного обилия, предложенную В. С. Ипатовым (1964, 1998). При обработке данных на основании показателей удельного обилия и встречаемости рассчитывали коэффициент участия (Ипатов, 1998) для отдельных видов и эколого-ценотических групп в выделенных синтаксонах.

При классификации исходили из теоретических подходов В. С. Ипатова (Ипатов, 1990; Ипатов, Герасименко, 1992), развивающих представления Б. П. Колесникова (Колесников, 1958а, б, 1961) о типе леса как категории динамической, представля-

ющей собой комбинацию лесных сообществ (насаждений), находящихся на определенной стадии сукцессии. Тип насаждения, в свою очередь, объединяет лесные участки со сходными условиями местообитания и одинаковой древесной породой-эдификатором. Типы леса и составляющие их типы насаждений рассматриваются как экотопические системы ассоциаций различного ранга. Ассоциации выделяли на основании критерия участия в сложении нижних ярусов сообществ наиболее обильных видов (доминантов) и эколого-ценотических групп сопряженных видов. Эколого-ценотические группы видов выделены с использованием индекса сопряженности Галанина (Нешатаев, 1987). Для каждой группы по методике, предложенной В. С. Ипатовым (1998), рассчитаны показатели взвешенной экологической оценки (ЭО) по факторам увлажнения и богатства почвы с использованием шкал Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956), а также освещенности, оцененной по шкалам Д. Н. Цыганова (1983).

С учетом материалов предшествующих исследований (Лащенкова, 1954) и полученных нами данных осинники подзон южной и средней тайги Республики Коми можно подразделить на зеленомошный и долгомошный типы и травянистую группу типов.

Анализ сопряженной встречаемости видов в травяно-кустарничковом покрове осиновых лесов выявил 6 эколого-ценотических групп видов (табл. 1; см. рисунок). Наиболее многочисленна группа видов, характерных для местообитаний со свежими довольно богатыми почвами (группа Aegopodium podagraria [A. p.]). Бóльшую часть ее составляют виды, типичные для хвойно-широколиственных и широколиственных лесов: *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Calamagrostis arundinacea*, *Melica nutans*, *Aconitum septentrionale*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura*, *Ajuga reptans*, *Paris quadrifolia*, *Milium effusum*, *Carex digitata*, *Vicia sylvatica*. Эти виды — наиболее древняя часть флористического комплекса осинников, они связаны с осиной с атлантического времени (Ниценко, 1969а). В Республике Коми большинство из перечисленных видов находятся на северной и восточной границах распространения, более характерны для подзоны южной тайги, а в подзону средней тайги проникают по долине р. Сысола. Обедненный комплекс видов рассматриваемой плеяды характерен также для осинников Южного Тимана. В этом регионе дубравные виды представляют собой реликты термического оптимума голоцена (Мартыненко, 1996). В коренных кисличных и черничных еловых лесах дубравные и подтаежные виды не играют заметной ценотической роли. При смене еловых лесов осиновыми в результате обогащения почвы они начинают прогрессировать. В группу Aegopodium podagraria входят также опушечно-полянные виды, обычные в светлых лесах, сформировавшихся на сравнительно богатых почвах: *Geranium sylvaticum*, *Angelica sylvestris*, *Vicia sepium*, *Trollius europaeus*, *Fragaria vesca*, *Equisetum pratense*, *Hieracium murorum*. Первые 4 вида типичны для осиновых лесов северо-запада России, А. А. Ниценко (1969б) рассматривал их как «свиту» осины.

Виды-спутники ели сгруппировались в 2 плеяды, одна из которых объединяет виды, характерные для ельников кисличных (группа Oxalis acetosella [O. a.]), другая — для ельников черничных. Виды еловой кисличной «свиты»: *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Dryopteris carthusiana*, *Equisetum sylvaticum*, *Solidago virgaurea* — выступают индикаторами экотопов со свежими небогатыми почвами. В местообитаниях со свежими и влажными бедными почвами им на смену приходят растения еловой черничной «свиты»: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa*, *Lycopodium annotinum*, *Melampyrum pratense*, *M. sylvaticum*, *Orthilia secunda*, *Platanthera bifolia*, *Hieracium vulgatum*, *Chamaenerion angustifolium* (группа Vaccinium myrtillus [V. m.]).

Следующая плеяда объединяет светолюбивые растения, типичные для лиственных лесов, сформированных в экотопах со свежими небогатыми почвами: *Hieracium umbellatum, Viola canina*, *Deschampsia cespitosa*, *Rubus arcticus*, *Ranunculus propinquus* (группа Hieracium umbellatum [H. u.]). А. А. Ниценко (1969б) определяет эту группу как мелколиственную опушечно-полянную «свиту».

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1. *Aconitum septentrionale* Koelle	–	53	50	46	45	43	37	27	32	26	22	34	41	24	36	32	0	19	0	0
2. *Lathyrus vernus* (L.) Bernch.		–	44	32	52	39	28	41	42	29	20	39	42	30	37	37	24	36	24	0
3. *Pulmonaria obscura* Dumort.			–	41	49	49	31	38	25	24	19	39	30	24	37	26	0	51	0	0
4. *Paris quadrifolia* L.				–	36	31	28	18	20	19	21	22	26	15	29	16	0	25	0	0
5. *Ajuga reptans* L.					–	48	21	48	25	28	25	34	36	17	33	22	17	23	17	0
6. *Stellaria holostea* L.						–	51	43	34	25	18	42	29	36	32	20	18	15	14	0
7. *Milium effusum* L.							–	20	34	0	0	28	16	26	18	20	0	0	0	0
8. *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth								–	27	20	16	39	21	28	20	15	18	0	18	17
9. *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill									–	55	14	41	37	34	22	33	30	26	27	0
10. *Aegopodium podagraria* L.										–	16	21	21	0	24	15	0	20	0	0
11. *Carex digitata* L.											–	24	12	18	0	0	0	0	0	0
12. *Melica nutans* L.												–	31	45	23	21	26	18	29	0
13. *Geranium sylvaticum* L.													–	27	32	22	23	30	20	0
14. *Fragaria vesca* L.														–	15	18	21	0	22	0
15. *Trollius europaeus* L.															–	19	0	25	0	0
16. *Vicia sylvatica* L.																–	14	19	0	0
17. *Angelica sylvestris* L.																	–	28	15	0
18. *Vicia sepium* L.																		–	0	22
19. *Hieracium murorum* L.																			–	14
20. *Equisetum pratense* Ehrh.																				–
21. *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs																				
22. *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.																				
23. *Oxalis acetosella* L.																				
24. *Equisetum sylvaticum* L.																				
25. *Solidago virgaurea* L.																				
26. *Hieracium vulgatum* Fries.																				
27. *Linnaea borealis* L.																				
28. *Luzula pilosa* (L.) Willd.																				
29. *Lycopodium annotinum* L.																				
30. *Melampyrum pratense* L.																				
31. *M. sylvaticum* L.																				
32. *Orthilia secunda* (L.) House																				
33. *Platanthera bifolia* (L.) Rich.																				
34. *Vaccinium myrtillus* L.																				
35. *V. vitis-idaea* L.																				
36. *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.																				
37. *Ranunculus propinquus* C. A. Mey.																				
38. *Deschampsia cespitosa* (L.) P. B.																				
39. *Hieracium umbellatum* L.																				
40. *Rubus arcticus* L.																				
41. *Viola canina* L.																				
42. *Valeriana wolgensis* Kazak.																				
43. *Filipendula ulmaria* Maxim.																				
44. *Thalictrum minus* L.																				
45. *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth																				
46. *Viola epipsila* Ledeb.																				
47. *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin.																				
48. *Veronica chamaedrys* L.																				

ТАБЛИЦА 1

яруса в осиновых лесах

21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
22	25	30	22	0	0	-18	-17	-22	-31	-12	0	-20	0	-27	0	0	-21	-24	-22	-13	38	0	20	0	23	14	0
0	28	30	15	0	0	0	0	-14	-15	0	0	0	12	0	0	17	-14	0	-16	0	-39	0	0	0	15	0	17
22	19	24	22	0	0	-20	0	-21	-22	-16	0	-15	0	-19	0	0	-20	-22	-19	0	34	0	14	0	0	0	0
16	0	0	0	0	0	-18	-20	-18	-38	-16	0	-17	-17	-27	0	0	0	0	0	0	27	14	21	0	19	0	0
18	21	22	25	0	0	-19	-14	-16	-27	0	0	0	0	-13	0	0	-16	-14	-20	0	24	0	0	0	0	0	18
31	31	40	32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	-22	0	31	0	0	0	16	0	0
23	31	39	16	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	-15	0	0	0	-20	0	0	26	0	0	0	15	13	0
19	27	27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	16	0	0	-22	0	-14	0	0	-18	0	0	0	0	0
0	34	31	0	18	26	0	0	0	0	18	0	0	19	0	20	26	0	0	0	0	20	0	0	0	23	14	0
15	0	0	16	0	0	-24	-14	-20	-20	-16	0	-14	0	-17	0	0	0	0	-18	0	16	0	15	0	0	0	24
0	0	0	0	-45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	26	31	0	25	16	0	0	0	0	17	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	15	-15	0	0	0	12	0
0	14	14	0	16	0	-15	-13	-19	-14	0	0	0	0	-14	0	18	0	0	0	0	20	0	0	0	17	0	24
16	32	33	0	22	24	17	23	0	0	20	0	0	28	17	0	25	0	0	0	0	0	-15	0	0	16	0	0
0	0	15	0	0	0	-21	0	-19	-15	0	0	0	0	-15	0	0	0	0	-49	0	21	0	15	0	14	0	28
0	24	23	0	0	0	-40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-14	0	22	0	0	0	0	0	-23
0	0	0	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	0	26	0	23	0	0	0	0	16	0	15
-14	0	0	0	0	0	-25	-23	-17	-14	0	0	0	-21	-15	0	18	0	20	0	23	19	27	19	0	0	0	33
0	22	0	0	16	0	0	0	0	0	20	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	-19	0	-13	0	0	0
0	0	0	0	0	0	-17	-21	-16	-28	-21	-14	0	-31	-27	0	0	0	0	0	0	14	-27	16	0	16	0	0
—	22	37	26	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-19	0	0	0	0	0	0	16	0	0
	—	50	16	24	14	29	20	0	0	16	15	0	34	19	0	17	0	-13	0	-14	0	-19	0	0	16	0	0
		—	18	23	15	29	26	13	0	17	16	0	33	14	0	14	0	-19	0	0	0	-17	0	0	-37	0	-38
			—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-19	0	0	0	0	0	0	0	0	0
				—	21	24	17	0	19	19	0	0	24	23	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	15	0
					—	26	33	16	26	30	16	20	27	16	0	24	20	24	0	0	0	-13	0	0	15	0	0
						—	48	31	41	36	30	29	43	44	0	0	0	0	0	0	0	-29	22	0	0	0	23
							—	29	44	39	23	31	52	42	0	15	18	0	0	0	0	-27	-31	0	0	0	0
								—	30	23	14	18	25	22	14	0	14	0	0	0	-16	-18	-17	0	0	0	0
									—	40	23	28	42	49	24	0	19	21	16	0	-16	-24	-25	0	0	0	0
										—	23	23	37	37	18	16	0	0	14	0	0	-24	-21	0	0	0	0
											—	20	22	31	0	0	0	0	0	0	0	-18	0	0	0	0	0
												—	23	28	0	0	0	0	0	0	-17	-15	-15	0	0	0	0
													—	53	0	0	0	0	0	0	0	-42	-31	0	0	0	0
														—	0	0	0	0	0	0	-18	-32	-29	0	0	0	0
															—	0	0	0	0	0	0	-22	0	0	0	0	0
																—	22	25	0	0	0	0	0	0	14	0	14
																	—	26	23	18	-14	0	0	0	0	0	0
																		—	0	29	-15	0	0	0	0	0	0
																			—	0	0	0	0	0	0	0	0
																				—	0	16	0	0	0	0	15
																					—	20	20	0	18	0	0
																						—	27	0	0	0	0
																							—	0	0	15	0
																								—	20	-20	0
																									—	0	0
																										—	0
																											—

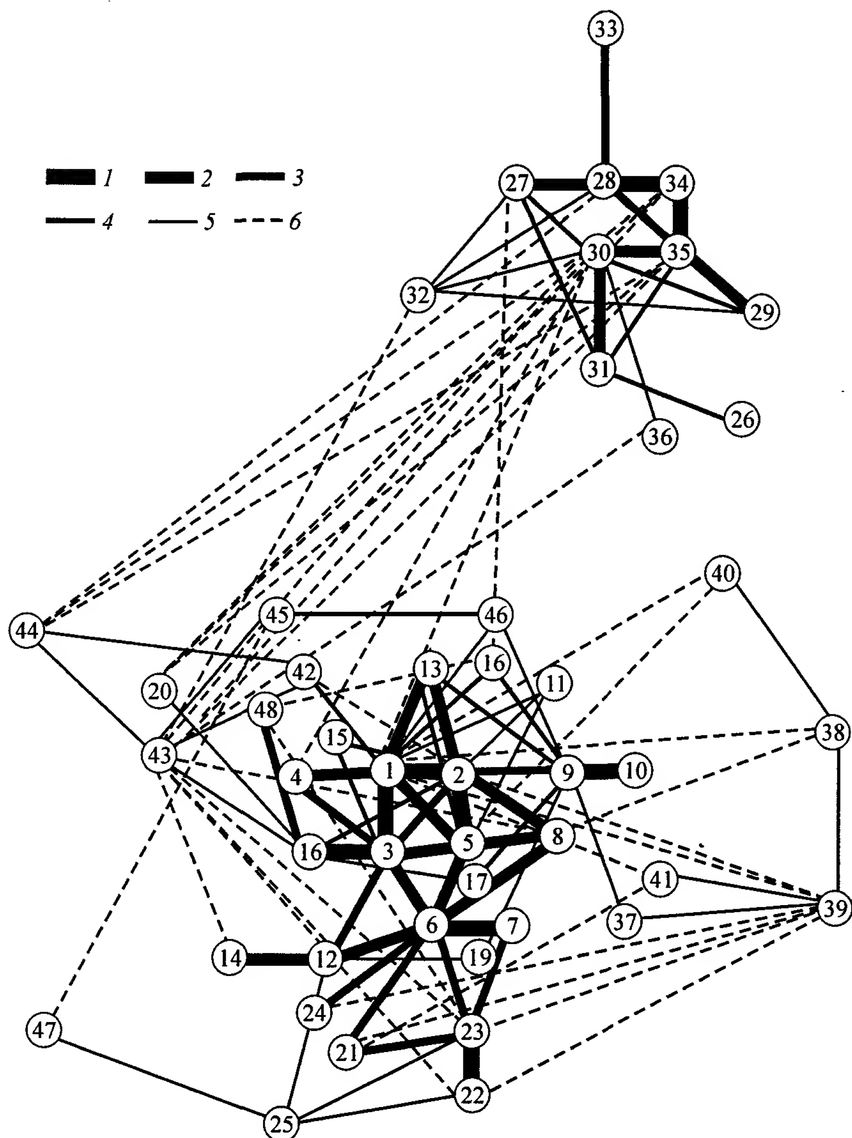


Схема корреляционных связей видов травяно-кустарничкового покрова осиновых лесов при уровне значимости P = 0.05 и выше, выраженная через величину $K = (1 - r)^2$.

Цифры в кругах — номера видов по матрице (табл. 1). Линии связи *1*—*5* — положительные, *6* — отрицательные. *1* — значения коэффициента корреляции $r > 0.5$; *2* — $r = 0.46$—0.5; *3* — $r = 0.4$—0.45; *4* — $r = 0.3$—0.39; *5* — $r < 0.29$.

Осиновые леса редко формируются в местообитаниях с повышенным увлажнением, поэтому ценотическая роль влаголюбивых видов в них относительно невелика. На графе (см. рисунок) выделяются 2 малочисленные плеяды видов-гигрофитов. Одна из них (группа Filipendula ulmaria [F. u.]) включает *Filipendula ulmaria*, *Valeriana wolgensis* и *Thalictrum minus* — виды, приуроченные к экотопам с влажными и довольно богатыми почвами, другая (группа Calamagrostis canescens [C. c.]) состоит из *Calamagrostis canescens* и *Viola epipsila*, которые тяготеют к влажным небогатым почвам.

Пойменные осинники, формирующиеся в условиях периодического затопления, обладают специфичным видовым составом. К числу константных видов относятся

Galium physocarpum, *Hylotelephium triphyllum*, *Carex cespitosa*, *Lysimachia vulgaris*, *Moehringia lateriflora*, *Veronica longifolia* (группа Galium physocarpum [G. p.]). На построенном графе сопряженной встречаемости видов эта группа отсутствует, поскольку встречаемость перечисленных видов была менее 20% (в анализируемом массиве преобладали описания суходольных осинников), но мы рассматриваем ее как важную для выделения и характеристики синтаксонов.

Осиновые леса **зеленомошного типа** формируются главным образом на плоских водораздельных пространствах с суглинистыми почвами различной степени оподзоленности, для которых характерны влажнолуговое увлажнение, кислая реакция и низкое содержание элементов минерального питания (табл. 2). I полог насаждений образован осиной с примесью березы, во II пологе преобладают хвойные породы — ель, реже пихта. Средние значения высоты стволов осины в спелых насаждениях составляют 20—22 м, диаметров — 20—24 см; сомкнутость крон обычно не превышает 0.5—0.6. Подлесок всегда имеется, но сильно разреженный. Наиболее обычные компоненты кустарникового яруса — *Sorbus aucuparia*, *Lonicera pallasii*, *Rosa acicularis*. Отличительной особенностью зеленомошных осинников является наличие хорошо развитого мохового покрова, основу которого составляет *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Облик травяно-кустарничкового покрова определяют виды «свиты» ели. Осинники зеленомошного типа можно подразделить на черничную, папоротничковую, брусничную и плауновую ассоциации. Приводим характеристику некоторых из них.

Наиболее широко распространены осинники чернично-зеленомошные (Populus tremula – Vaccinium myrtillus – Pleurozium schreberi). В ассоциации может быть выделено несколько возрастных вариантов, объединяющих приспевающие (40—50 лет), спелые (50—90 лет) и перестойные (90—130 лет) насаждения. Травяно-кустарничковый ярус достаточно хорошо развит (общее проективное покрытие составляет 60—80%), однако его видовая насыщенность невелика — 11—20(44) вида. Покров обычно монодоминантный, господствует *Vaccinium myrtillus*. Часто встречаются такие сопряженные с черникой виды, как *Vaccinium vitis-idaea*, *Solidago virgaurea*, *Melampyrum pratense*, *Chamaenerion angustifolium*, а также некоторые растения, типичные для богатых ельников — *Gymnocarpium dryopteris*, *Dryopteris carthusiana*. Остальные эколого-ценотические группы видов не играют существенной роли. С возрастом происходит ослабление позиций опушечно-полянных видов, возрастает ценотическая значимость видов «свиты» ели. Моховой покров сплошной или почти сплошной. Наибольшим обилием характеризуются *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Rhytidiadelphus triquetrus*. Постоянные, но менее обильные компоненты напочвенного покрова — *Dicranum polysetum*, *Polytrichum commune*, *Ptilium crista-castrensis*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*.

Сообщества асс. Populus tremula – Vaccinium myrtillus – Pleurozium schreberi на территории Республики Коми ранее были описаны А. А. Корчагиным (1940) и А. Н. Лащенковой (1954). Вне пределов рассматриваемой территории они распространены в Ленинградской, Псковской, Новгородской, Вологодской, Архангельской областях, Карелии (Яковлев, Воронова, 1959; Ипатов, 1960; Гаврилов, Карпов, 1962; Марьин, 1967; Ниценко, 1972; Виликайнен, 1975; Бибикова, 1998), а также в Западной Сибири (Демиденко, 1978). Отмечены осинники чернично-зеленомошные и в странах ближнего зарубежья — Латвии (Смилга, 1986) и Белоруссии (Петровский, 1963; Юркевич, Гельтман, 1965).

Осинники брусничные (Populus tremula – Vaccinium vitis-idaea – Pleurozium schreberi) формируются в экотопах с более бедными, легкими по механическому составу почвами, сменяя сосняки бруснично-зеленомошные. Представлены спелыми (50—90 лет) и перестойными (90—120 лет) насаждениями. Осина обычно возобновляется малоактивно, поэтому в дальнейшем можно ожидать смену осинников бруснично-зеленомошных ельниками бруснично-зеленомошными. Средняя видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса невелика — 19, общее проективное покрытие (ОПП) 40—70%. Так же как и в осинниках чернично-зеленомошных,

ТАБЛИЦА 2

Коэффициент участия эколого-ценотических групп видов в различных ассоциациях осиновых лесов подзон южной и средней тайги Республики Коми

Тип (группа типов) леса	I		II			III									
Ассоциация	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Число описаний	15	3	68	10	9	61	9	100	65	19	12	7	8	35	11
Видовое богатство															
Древостой	9	5	9	6	9	9	7	13	10	9	9	8	7	7	5
Подлесок	11	6	12	10	11	16	14	25	22	15	15	14	10	18	13
Травяно-кустарничковый покров	76	43	125	67	65	128	95	272	149	108	97	98	97	138	69
Моховой покров	38	12	67	27	19	72	44	70	55	43	36	37	43	50	30
Виды небогатых ельников (V. m.)															
КУ группы V. m.	0.96	0.88	0.93	0.99	0.56	0.48	0.46	0.42	0.22	0.26	0.18	0.1	0.3	0.2	0.004
ЭО увлажнение	74.4	71.7	74.8	73	73.3	74.6	75	73.3	70.8	71.7	67.5	65.8	71.5	70.2	73.1
ЭО богатство	4.3	4.7	4.3	4.3	4.8	4.5	4.4	4.7	5.7	5.1	6.4	6.9	5.4	5.7	4.5
ЭО свет	5.3	4.8	5.3	5	5.3	5.3	5.4	5.1	4.6	4.8	4	3.7	4.8	4.5	4.9
Виды богатых ельников (G. d.)															
КУ группы G. d.	0.38	0.25	0.38	0.26	0.93	0.87	0.81	0.4	0.41	0.46	0.46	0.13	0.38	0.08	0.06
ЭО увлажнение	73.4	69.8	73.4	72.6	74.8	74.8	73.5	73.9	74.1	73.9	75.2	75	74.9	71.2	76
ЭО богатство	6.2	7.4	7.1	6.9	6.9	6.9	7.4	7.1	7.3	7.3	7.2	7.3	7	6.7	8
ЭО свет	7.7	5.5	5.8	5.5	5.9	5.9	6	5.9	6	6	6.1	6.2	6	5.3	6.4
Дубравные и подтаежные виды (A. p.)															
КУ группы A. p.	0.12	0.34	0.23	0.1	0.42	0.43	0.49	0.89	0.99	0.93	0.89	0.55	0.39	0.41	0.33
ЭО увлажнение	66.1	65.4	66.8	66.7	66.5	67.2	66.5	68.5	67.9	59.6	68.6	69	67.4	69.7	69.1

ЭО богатство	7.7	7.1	7.6	6.1	8.1	7.9	7.8	6.8	7.8	8	7.8	8.2	8	8.5	8.4
ЭО свет	4.8	4.9	4.8	5.1	4.8	5	4.9	5	4.8	5	5.2	4.8	4.7	4.3	4.3
Луговые и опушечно-полянные виды (H. u.)															
КУ группы H. u.	0.07	0.42	0.13	0.07	0.15	0.12	0.11	0.15	0.09	0.12	0.05	0.07	0.19	0.38	0.26
ЭО увлажнение	74.5	73.4	70.8	72.4	74.5	73.4	74.8	64.6	69.7	72.6	71.3	72.5	73.6	66	69.3
ЭО богатство	9.3	7.5	9.1	10	10	8.4	9.8	9.5	10.6	10.6	7.6	8.5	9.1	9.6	8.6
ЭО свет	3.5	3.5	3.5	3.4	3.5	3.5	3.5	3.8	3.8	3.6	4.7	4.1	3.6	3.4	3.7
Виды-гигрофиты богатых почв (F. u.)															
КУ группы F. u.	0	0	0.002	0	0.002	0.01	0.02	0.03	0.12	0.05	0.24	0.84	0.08	0.16	0.31
ЭО увлажнение			84		80	80.2	83	80.5	81.5	82.4	83.5	85.7	84.7	85.7	86
ЭО богатство			10.6		10.5	10.6	10.6	10.6	10.9	10.9	10.8	10.5	10.6	10.7	10.6
ЭО свет			3.5		—	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5
Виды-гигрофиты бедных почв (C. p.)															
КУ группы C. p.	0.02	0.08	0.019	0.03	0.03	0.07	0.11	0.04	0.04	0.01	0.2	0.13	0.77	0.12	0.11
ЭО увлажнение	97	84.1	92.2	96.3	97	89.8	86.5	85.8	89.8	93	91.2	89.1	96.9	96.4	88.1
ЭО богатство	6.5	8.3	7.2	6.6	6.5	7.5	8	8	7.5	7	7.3	7.6	6.5	6.6	7.7
ЭО свет	3.5	3.9	3.7	3.5	3.5	3.8	3.9	3.9	3.8	3.6	3.7	3.8	3.5	3.5	3.8
Виды пойменных экотопов (G. p.)															
КУ группы G. p.	0	0	0.0001	0	0	0.00003	0	0.0003	0.002	0.001	0.003	0.13	0.002	0.45	0.88
ЭО увлажнение			93.3			—		92.9	73	93.3	95	86	91.5	75.9	87.3
ЭО богатство			11.5			10.5		11	10.5	11.5	10.8	11.3	12	10.7	11.5
ЭО свет			3.8			3		3	3	3.8	3	3.8	4.5	3.4	4
КУ вида *Rubus saxatilis* L.	0.01	0.17	0.11	0.06	0.06	0.34	0.49	0.54	0.24	0.26	0.27	0.27	0.1	0.81	0.25

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Тип (группа типов) леса	I		II			III									
Ассоциация	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Мхи зеленомошных лесов (P. s.)															
Pleurozium schreberi	0.44	0.46	0.56	0.7	0.67	0.28	0.32	0.19	0.14	0.07	0.1	0.01	0.19	0.03	0.01
Hylocomium splendens	0.23	0.21	0.35	0.7	0.58	0.17	0.31	0.13	0.04	0.03	0.06	0.01	0.14	+	0.01
Rhytidiadelphus triquetrus	0.06	0.06	0.12	0.07	0.22	0.2	0.16	0.15	0.17	0.03	0.09	0.02	0.08	0.01	0
Мхи долгомошных лесов (P. c.)															
Polytrichum commune	0.9	0.92	0.24	0.32	0.31	0.05	0.04	0.02	+	0.01	+	+	0.13	+	0
Sphagnum girgensohnii	0.19	0.22	0.01	0.02	0.03	+	0.02	+	0	0	0	+	0.06	0	0

Примечание. КУ — коэффициент участия. ЭО — экологическая оценка. Типы осиновых лесов: I — зеленомошный; II — долгомошный; III — травянистая группа типов. Ассоциации: 1) Populus tremula — Vaccinium myrtillus — Polytrichum commune; 2) Populus tremula — Vaccinium vitis-idaea — Polytrichum commune; 3) Populus tremula — Vaccinium myrtillus — Pleurozium schreberi; 4) Populus tremula — Vaccinium vitis-idaea — Pleurozium schreberi; 5) Populus tremula — Gymnocarpium dryopteris — Pleurozium schreberi; 6) Populus tremula — Gymnocarpium dryopteris; 7) Populus tremula — Oxalis acetosella; 8) Populus tremula — Calamagrostis arundinacea + Rubus saxatilis; 9) Populus tremula — Aegopodium podagraria; 10) Populus tremula — Stellaria holostea; 11) Populus tremula — Aconitum septentrionale; 12) Populus tremula — Filipendula ulmaria; 13) Populus tremula — Calamagrostis purpurea; 14) Populus tremula — Rubus saxatilis — Clemacium dendroides; 15) Populus tremula — Carex cespitosa.

наибольшим коэффициентом участия характеризуется группа Vaccinium myrtillus, однако роль доминанта переходит к *Vaccinium vitis-idaea*. ОПП мохового яруса варьирует от 20 до 80 %. Наиболее постоянные и обильные компоненты напочвенного покрова — *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*. На территории Республики Коми сообщества асс. Populus tremula – Vaccinium vitis-idaea – Pleurozium schreberi встречаются не часто, но отмечены во многих районах: Прилузском, Койгородском, Сыктывдинском, Корткеросском, Усть-Куломском, Троицко-Печорском. За пределами республики описаны на европейском Северо-Западе России (Ниценко, 1972), где также встречаются редко, преимущественно в подзоне средней тайги.

На плоских понижениях водораздельных пространств в экотопах с более влажными бедными и кислыми торфянисто-подзолисто-глееватыми почвами встречаются осинники **долгомошного типа**. В литературе имеются указания на наличие этого типа леса в исследуемом регионе (Лазарев, 1966), но его детальная геоботаническая характеристика отсутствует. Проведенная инвентаризация лиственных лесов показала, что долгомошные осиновые леса распространены не столь широко, как зеленомошные (описаны в Усть-Куломском, Корткеросском, Сыктывдинском, Койгородском и Прилузском районах). Эта закономерность отмечена и для европейского Северо-Запада России (Марьин, 1967; Ниценко, 1972). Главный полог насаждений сложен осиной (7—8 единиц по составу) с примесью сосны, ели (до 2 единиц) и березы пушистой (до единицы). Высота деревьев осины варьирует от 18 до 24 м, диаметр стволов — от 16 до 46 см; сомкнутость крон — 0.5—0.7. Второй полог, сомкнутость которого обычно не превышает 0.3—0.4, образует ель, реже с примесью пихты и березы пушистой. Высота деревьев подчиненного полога составляет от 8 до 14 м, диаметры стволов — 8—16 см. Из пород, формирующих древостой, наиболее активно возобновляется ель. В насаждениях имеется разреженный подлесок, наиболее обычные компоненты которого *Sorbus aucuparia*, *Lonicera pallasii*, *Juniperus communis*. В травяно-кустарничковом покрове ключевые позиции принадлежат растениям, характерным для небогатых ельников (табл. 2). При этом возрастает коэффициент участия таких влаголюбивых видов, как *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*. Так же как и в осинниках зеленомошного типа, в осинниках-долгомошниках хорошо развит моховой покров, но ведущая ценотическая роль переходит к *Polytrichum commune*; на отдельных участках появляются сфагновые мхи, чаще других *Sphagnum girgensohnii*. Зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*) — непременный компонент напочвенного покрова. Видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса невелика и составляет для площади 400 м² от 22 до 30 видов.

В пределах рассматриваемого типа нами выделены ассоциации о с и н н и к ч е р н и ч н о - д о л г о м о ш н ы й (Populus tremula – Vaccinium myrtillus – Polytrichum commune) и о. б р у с н и ч н о - д о л г о м о ш н ы й (Populus tremula – Vaccinium vitis-idaea – Polytrichum commune). На территории Республики Коми они ранее не описаны. Асс. Populus tremula – Vaccinium myrtillus – Polytrichum commune известна из Белоруссии (Петровский, 1963), Латвии (Смилга, 1986). Осинники долгомошные развиваются в процессе заболачивания на вырубках еловых, реже сосновых зеленомошных лесов. После распада осинового насаждения на их месте произойдет формирование чернично-долгомошных и бруснично-долгомошных ельников.

Осинники **травянистой группы типов** формируются как в суходольных, так и в пойменных экотопах. Наиболее широко распространены они на суходолах, где приурочены к возвышенностям Северных Увалов, Южного Тимана и предгорий Урала, а также к склонам долин крупных рек. Травянистые суходольные осинники развиваются на вырубках и гарях еловых лесов в экотопах с наиболее богатыми микроразностями суглинистых подзолистых, скрыто-подзолистых и дерново-подзолистых почв. Возраст древостоев в них значительно варьирует, однако доля насаждений старших классов возраста меньше, чем молодых. Древостои преимущественно

IV и V бонитета, в южных районах республики встречаются спелые и перестойные осинники II, III и даже I классов бонитета. По характеру нижних ярусов среди наиболее широко распространенных травянистых суходольных осинников можно выделить папоротничковую, кисличную, костянично-вейниковую, звездчатковую, снытевую, аконитовую ассоциации.

В покрове папоротничковых и кисличных осинников, ключевые позиции принадлежат видам, характерным для богатых ельников. Осиновые и смешенные с преобладанием осины леса папоротничковой ассоциации (Populus tremula – Gymnocarpium dryopteris) приурочены к экотопам с нормальным увлажнением и почвам со средним уровнем богатства. Формируются преимущественно на вершинах и в верхних частях склонов Северных Увалов (Прилузский, Сысольский районы) и возвышенностей южного Тимана (Усть-Куломский район). Описаны и в пределах Вычегодско-Мезенской равнины (Сыктывдинский и Усть-Вымский районы). Выявлены насаждения, находящиеся на разных стадиях развития, от молодых (I класс возраста) до перестойных (XIII класс возраста). Одно из сообществ, отнесенных к этой ассоциации, было обследовано в окр. г. Сыктывкар, в квартале (кв.) 57 Выльгортского лесничества. Насаждение находится на поздней стадии сукцессии, спелое, смешанного состава — 5Ос3Е2Б + П. Сомкнутость крон 0.5—0.6. Выражены 2 полога. В первом преобладают лиственные породы — осина, в меньшей степени береза, имеется примесь ели и пихты. Высота деревьев варьирует от 20 до 24 м, диаметр стволов осины от 26 до 48 см, березы — от 20 до 30 см, ели — от 16 до 28 см. Второй полог сложен деревьями ели высотой 15—17 м, при диаметре стволов 10—14 см. Плотность насаждения небольшая, на 1 га отмечено 800 деревьев. Сухостой составляет 11 %, что соответствует величине естественного отпада. Из пород, слагающих древостой, жизнеспособный подрост дает только осина, однако он относится к категории мелкого и немногочислен — 600 шт./га. Подлесок разреженный, сложен кустами *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii*, *Daphne mezereum*, *Rubus idaeus* высотой до 1.5 м.

Травяно-кустарничковый покров хорошо развит, густой (ОПП от 80 до 98 %). По высоте растений выделяется несколько ярусов. I ярус разреженный, высотой 80—110 см, сформирован крупнотравьем: *Valeriana wolgensis*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. purpurea*, *Aconitum septentrionale*. Высота растений II яруса (*Lathyrus vernus*, *Melica nutans*, *Geranium sylvaticum*, *Dryopteris carthusiana* и др.) составляет 40—60 см. Основная масса травостоя имеет высоту 15—25 см. К этому ярусу принадлежат наиболее обильные виды — *Gymnocarpium dryopteris*, *Rubus saxatilis*, а также *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Pyrola rotundifolia* и др. IV ярус, имеющий высоту 3—7 см, сложен единичными экземплярами *Oxalis acetosella*, *Viola epipsila*, *V. selkirkii*, *Ajuga reptans* и др. Видовая насыщенность значительна — отмечено 42 вида. Покров может быть охарактеризован как монодоминантный из-за явного господства *Gymnocarpium dryopteris*. От 1—5 до 15 % колеблется относительное покрытие *Rubus saxatilis*, *Aconitum septentrionale*, *Lathyrus vernus*, *Geranium sylvaticum*, *Calamagrostis purpurea*, *Cirsium heterophyllum*, *Stellaria holostea*. Большинство из этих видов могут рассматриваться как весьма характерные для осинников (Ниценко, 1972). В насаждениях более молодого возраста заметную роль в сложении покрова принимают светолюбивые опушечно-полянные и луговые растения. По мере развития древостоя возрастает удельное обилие видов, тяготеющих в исследованном регионе к осине — *Aegopodium podagraria*, *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis arundinacea*, и видов «свиты» ели. В ряде случаев эти виды выступают в роли содоминантов. Моховой покров в осинниках папоротничковой ассоциации также выражен слабо, показатели общего проективного покрытия редко превышают 1—5 %. На характеризуемой пробной площади в напочвенном покрове выявлены *Hylocomium splendens*, *Plagiomnium medium*, *Polytrichum juniperinum*, около поваленных деревьев, на нарушенных субстратах — *Pogonatum urnigerum*, *Ceratodon purpureus*. Ассоциация осинник папоротничковый распространена на Северо-Западе европейской части России (Ипатов, 1960; Ниценко, 1972; Бибикова, 1998).

Осинники кисличные (Populus tremula – Oxalis acetosella) на территории Республики Коми встречаются редко, известны из юго-западных районов, преимущественно Прилузского и Сысольского; отмечены также в Сыктывдинском и Усть-Вымском районах. Насаждения, отнесенные к этой ассоциации, спелые (VI—IX классов возраста) и перестойные (X—XIII классов возраста). Сомкнутость крон в спелых древостоях составляет 0.7—0.8, в перестойных снижается до 0.4—0.6. При преобладании *Populus tremula* (6—10 единиц по составу) в первом пологе обычна примесь *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens* (по 1—2 единицы). Высота деревьев осины 20—22 м, диаметр стволов в насаждениях старших классов возраста может достигать 30—50 см. Второй полог со средней сомкнутостью 0.3—0.5, высота которого составляет в среднем 16—18 м, образует ель, реже с примесью пихты. Во всех случаях отмечен достаточно многочисленный перспективный подрост ели. Осина возобновляется малоактивно. В кисличных осиновых лесах, как правило, имеется хорошо выраженный, разнообразный по видовому составу подлесок. Сомкнутость кустарникового яруса варьирует от 0.2 до 0.4. В его формировании принимают участие 14 видов. Средняя видовая насыщенность — 6. Наиболее постоянны *Lonicera pallasii*, *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus*, *Rosa acicularis*.

Наибольший коэффициент участия в нижних ярусах сообществ рассматриваемой ассоциации имеет *Oxalis acetosella*. С учетом результатов анализа сопряженной встречаемости видов в травяно-кустарничковом покрове осиновых лесов, к ассоциации осинник кисличный были отнесены также сообщества, в которых ведущую ценотическую роль выполняет *Dryopteris dilitata*. Т. В. Бибикова (1998) при типизации осиновых лесов Северо-Запада Европейской России также классифицировала сообщества с преобладанием этого вида как субассоциацию в составе асс. Oxalido – Tremuletum. К числу наиболее типичных видов относится *Gymnocarpium dryopteris*, однако его участие в формировании покрова не столь значительно, как в сообществах асс. Populus tremula – Gymnocarpium dryopteris. Заметными показателями встречаемости и нередко обилия отличаются также представители групп Vaccinium myrtillus (*Linnaea borealis*, *Luzula pilosa*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*) и Aegopodium podagraria (*Melica nutans*, *Stellaria holostea*). В целом покров характеризуется достаточно высокой видовой насыщенностью (среднее значение 37). Всего для ассоциации отмечено 96 видов трав и кустарничков. Мхи покрывают в среднем до 20 % почвы. Наибольшее участие в формировании мохового покрова принимают *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*. Асс. Populus tremula – Oxalis acetosella имеет широкий ареал, выделена в растительном покрове европейского Северо-Запада (Ипатов, 1960; Ниценко, 1972; Бибикова, 1998) и центра (Гроздов, 1950) России, Западной Сибири (Демиденко, 1978), Белоруссии (Петровский, 1963), Латвии (Смилга, 1986). Более характерна для подзоны южной тайги. Анализ характера возобновления осины и ели под пологом осинников папоротничковых и кисличных позволяет заключить, что в течение жизни одного поколения *Populus tremula* на их месте произойдет восстановление ельников папоротничковых и кисличных.

В лесах костянично-вейниковой, снытевой, звездчатковой, аконитовой ассоциаций, приуроченных к местообитаниям с наиболее богатыми почвами, главенствующая роль в травяно-кустарничковом ярусе переходит к дубравным и подтаежным видам. Осинники костянично-вейниковые (Populus tremula – Calamagrostis arundinacea (C. obtusata) + Rubus saxatilis) приурочены к плоским вершинам и верхним частям склонов Северных Увалов, Южного Тимана, предгорий Урала и речных долин. Занимают наибольшие площади на территориях Прилузского, Сыктывдинского и Сысольского районов. Встречаются также в Усть-Вымском, Усть-Куломском и Троицко-Печорском районах. Формируются в экотопах с нормальным увлажнением и почвами, характеризующимися средним уровнем богатства. Отмечены насаждения всех возрастных стадий от I до XIV классов возраста. В хорошо развитом травостое преобладает вейник тростниковидный. По мере продвижения к востоку *Calamagrostis arundinacea* постепенно сменяется викарирующим видом *C. obtusata*. Одним из

наиболее ценотически значимых видов в сообществах данной ассоциации является также *Rubus saxatilis*. Это дает основание объединить в одну ассоциацию сообщества с преобладанием *Calamagrostis arundinacea* (*C. obtusata*) либо *Rubus saxatilis* или содоминированием этих видов, выделив в ней 3 варианта. Для характеристики сообществ рассматриваемой ассоциации ниже приводится описание пробной площади, заложенной в 17 км к ЮЗ от г. Сыктывкара, на вершине холма в кв. 63 Выльгортского лесничества. Насаждение спелое, с преобладанием осины — 7Ос3Е+Б+С+Ряб. Сомкнутость крон 0.8—0.9. В древостое выражены 2 полога. I полог высотой 20—24 м образуют деревья осины, ели, березы и сосны (показатели диаметров стволов составляют соответственно 12—24, 24—34, 12—20, 26 см). Во II пологе (высота 10—12 м) преобладает ель (значения диаметра стволов деревьев 8—12 см), отмечена рябина. На 1 га насчитывается 1975 деревьев. Идет интенсивная дифференциация осины в древостое, доля сухостойных деревьев весьма значительна (27 %). Тонкомер и подрост осины отсутствуют. В то же время наблюдается активное возобновление ели. Число тонкомерных деревьев этой породы достигает 775 шт./га, а жизнеспособного подроста — 2400 шт./га. Среди подроста преобладает средний и крупный. Остальные породы возобновляются слабо.

Подлесок разреженный, образован кустами *Lonicera pallasii*, *Juniperus communis*, *Padus avium*, *Daphne mezereum* высотой до 2.0 м. Травяно-кустарничковый покров хорошо развит, общее проективное покрытие составляет 80—95 %. Видовая насыщенность относительно невелика, на пробной площади отмечено 26 видов Содоминируют *Calamagrostis arundinacea* и *Rubus saxatilis*. Из прочих видов к числу более или менее обильных относятся представители «свиты» ели: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Gymnocarpium dryopteris*. Дубравные виды (*Ajuga reptans*, *Pulmonaria obscura*, *Carex digitata*, *Melica nutans*, *Stellaria holostea*) довольно многочисленны, но малообильны. Травяной покров и опад угнетают мхи. Проективное покрытие напочвенного покрова не превышает 1—5 %, его формируют *Climacium dendroides*, *Polytrichum commune*, *Dicranum polysetum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Plagiomnium medium*, *P. ellipticum*, *Plagiothecium curvifolium*. Осинники, в травяном покрове которых определяющую роль играют костяника и вейник тростниковидный, характерны для всей европейской части России (Яковлев, Воронова, 1959; Ипатов, 1960; Ниценко, 1972; Виликайнен, 1975; Бибикова, 1998) и Белоруссии (Юркевич, Гельтман, 1965). В Северо-Западном регионе они нередко произрастают на протяжении многих километров.

На вершинах и в верхних частях склонов холмов в юго-западных районах республики (Прилузском, Койгородском, Сыктывдинском, Сысольском) встречаются осинники звездчатковые (Populus tremula – Stellaria holostea). Реконструирован возрастной ряд от молодых (I класс возраста) до перестойных (XII класс возраста) насаждений. В спелых насаждениях выражены 2 полога. Верхний из них образован осиной (8—10 единиц по составу) с небольшой примесью ели и березы (1—2 по составу) и единичной — сосны. Сомкнутость крон составляет 0.6—0.8, средняя высота стволов *Populus temula* — 18—22 м при диаметре 20—34 см. Второй полог, сомкнутостью до 0.3, образует *Picea obovata* с примесью *Abies sibirica*. В молодых и средневозрастных насаждениях осина активно возобновляется. С возрастом этот процесс затухает. Подрост хвойных пород, напротив, более многочислен в древостоях более старшего возраста. В хорошо выраженном (средняя сомкнутость 0.3—0.6, максимальная — 0.8) подлеске отмечено 15 видов. Самые постоянные и обильные из них — *Rubus idaeus* и *Sorbus aucuparia*. Высокой константностью характеризуются также *Lonicera pallasii*, *Ribes hispidulum*, *Rosa acicularis*, *Daphne mezereum*. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса в среднем составляет 60—90 %. Сообщества ассоциации осинник звездчатковый характеризуются высоким уровнем видового богатства травянистых растений и кустарничков (отмечены 109 видов). Средняя видовая насыщенность — 30. Наибольшие значения коэффициента участия имеют виды группы Aegopodium podagraria, прежде всего доминант — *Stellaria holostea* и менее обильные *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*, *Melica nutans*, *Carex digitata*, *Aegopodium podagraria*. Из растений других эколого-ценоти-

ческих групп важную роль в формировании покрова играют виды «свиты» ели, такие как *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*. Моховой покров выражен слабо, ОПП не более 5 %. Среди постоянных видов — *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sanionia uncinata*, *Plagiomnium cuspidatum*. Сообщества с доминированием *Stellaria holostea* другие исследователи в особую ассоциацию не выделяют, указывая, однако, что этот вид относится к числу дифференциальных в осинниках неморальнотравных (Бибикова, 1998).

К средним и нижним частям склонов увалов и речных долин с богатыми почвами приурочены осинники снытевые и аконитовые. Сообщества ассоциации осинник снытевый (Populus tremula – Aegopodium podagraria) отмечены только в юго-западных районах республики — Прилузском, Койгородском, Сысольском, Сыктывдинском, Усть-Вымском; наиболее типичны для подзоны южной тайги. Выявлен возрастной ряд, включающий все стадии развития древостоев от молодых (I класс возраста) до перестойных (XIII класс возраста). В спелых насаждениях верхний полог образует осина (7—10 единиц по составу) обычно с примесью ели, березы (до 3 единиц по составу), реже сосны (до 2 единиц). Сомкнутость крон варьирует от 0.6 до 0.8, средняя высота стволов осины составляет 18—22 м при диаметрах от 20 до 50 см. Второй полог, сомкнутость которого достигает 0.4, образован елью и пихтой, высотой 8—14 м с диаметрами стволов от 10 до 14 см.

Возобновление лиственных пород — осины и березы, отсутствует или очень слабое. Подрост хвойных пород, особенно ели, гораздо более многочисленный, преимущественно средний и крупный. Подлесок всегда имеется. В среднетаежных лесах чаще разреженный, в подзоне южной тайги сомкнутость кустарников возрастает до 0.3—0.4. Зафиксированы 22 вида, средняя видовая насыщенность — 6. Наиболее константны *Lonicera pallasii*, *L. xylosteum*, *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*, *Daphne mezereum*, *Rubus idaeus*. Травяной покров хорошо развит (ОПП составляет от (40)60 до 95(98) %), отличается высоким видовым богатством. В ассоциации отмечены 149 видов, средняя видовая насыщенность составляет 34. На всех стадиях формирования насаждений в травостое абсолютно доминирует *Aegopodium podagraria*. Среди видов, определяющих облик покрова, помимо сныти обыкновенной могут быть упомянуты такие неморальные и неморально-бореальные растения, как *Pulmonaria obscura*, *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Ajuga reptans*, *Carex digitata*, *Viola selkirkii*, *Melica nutans*. В процессе динамического развития древостоев возрастает постоянство и обилие видов «свиты» ели. Моховой покров угнетен мощным опадом и в большинстве случаев практически отсутствует (среднее значение ОПП 5—7 %, максимальное — не более 30 %). В подзоне средней тайги основной компонент напочвенного покрова под пологом снытевых осинников *Pleurozium schreberi*, в южной тайге увеличивается значимость *Rhytidiadelphus triquetrus* и *Hylocomium splendens*.

На территории Республики Коми сообщества асс. Populus tremula – Aegopodium podagraria ранее не были описаны. Осиновые леса с доминированием сныти характерны для Белоруссии (Петровский, 1963), Северо-Западного (Ипатов, 1960; Ниценко, 1972; Бибикова, 1998) и центрального (Гроздов, 1950) регионов России. В. С. Ипатов (1960) классифицировал их как тип Populus tremula – herbae nemoralis, а Т. В. Бибикова (1998) рассматривает в ранге субассоциации в рамках асс. Nemoriherboso – Tremuletum. А. А. Ниценко (1972) выделял особую ассоциацию с господством *Aegopodium podagraria* и еще 14 ассоциаций, в сообществах которых этот вид выступает в роли содоминанта, и рассматривал их в составе мезофильных осинников богатых почв. Осинники, в травяном покрове которых ключевую роль играют дубравные и подтаежные виды, сформировались, скорее всего, на вырубках ельников кисличных, реже ельников папоротничковых. Данные о возобновлении основных лесообразующих пород позволяют предположить, что в течение 140—150 лет произойдет восстановление господства ели в основном пологе. На месте осинников звездчатковых и снытевых сформируются ельники кисличные, на месте костянично-вейниковых осиновых лесов — ельники папоротничково- или чернично-зеленомошные.

Осинники аконитовые (Populus tremula – Aconitum septentrionale) в Республике Коми были впервые описаны А. Н. Лащенковой (1954), но ранее их классифицировали как крупнотравные. В растительном покрове территории сообщества этой ассоциации занимают подчиненное положение. Чаще формируются в нижней части склонов, в условиях бокового поверхностного стока влаги. Обследованные древостои по возрасту относятся к средневозрастным, приспевающим и спелым (IV—IX классы возраста). Верхний полог древостоя характеризуется абсолютным преобладанием осины (8—10 единиц по составу). Высота деревьев в приспевающих насаждениях составляет 12—16 м, диаметры стволов — до 24 см. В спелых лесах эти показатели возрастают до 22—24 м и 30 см соответственно. К осине примешиваются единичные деревья ели, сосны, березы, ольхи серой. Во II пологе преобладает ель. Общее участие ели в древостое может достигать двух единиц по составу.

Возобновление осины отмечено не во всех случаях, единичное. Подрост ели, как правило, немногочисленный. Отличительной особенностью осинников аконитовых является наличие хорошо выраженного подлеска. В его составе отмечены 15 видов. Средняя видовая насыщенность — 5. Сомкнутость полога кустов в отдельных случаях может достигать 0.3—0.4(0.8). Наиболее обычные компоненты кустарникового яруса — *Lonicera pallasii*, *Rosa acicularis*, *Sorbus aucuparia*. Травяной покров мощно развитый, с общим проективным покрытием 80—98 %, неоднородный по высоте. I ярус (высота 100—150 см) образуют *Aconitum septentrionale*, *Chamaenerion angustifolium*, *Milium effusum*, *Thalictrum minus*, *Calamagrostis canescens*. Во II ярусе (40—80 см) встречаются *Geranium sylvaticum*, *Equisetum sylvaticum, Melica nutans*, *Crepis paludosa*. К III ярусу (15—25 см) принадлежат *Rubus saxatilis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Stellaria holostea*. Разреженный IV ярус (3—7 см) представлен растениями *Oxalis acetosella*, *Maianthemum, bifolium*, *Viola selkirkii*. Видовая насыщенность в пределах пробных площадей колеблется от 30 до 37, показатель видового богатства ассоциации — 97. Ведущие позиции в травостое занимает *Aconitum septentrionale*, удельное покрытие которого составляет от 33 до 66 %. Большим разнообразием характеризуются дубравные и полунеморальные виды, однако они малообильны. Наиболее постоянные представители этой группы — *Ajuga reptans*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura* и *Stellaria holostea*. Высоких показателей может достигать в различных ценозах относительное покрытие *Chamaenerion angustifolium*, *Milium effusum*, *Calamagrostis canescens*, *Crepis sibirica*, *Geranium sylvaticum*, а также видов «свиты» ели — *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Equisetum sylvaticum*. Индикаторами местообитаний с влажными богатыми почвами, к которым приурочены осинники аконитовые, являются *Filipendula ulmaria*, *Circaea alpina*, *Viola epipsila*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Crepis paludosa*, *Cirsium oleraceum* др. Травы и опад осины, как правило, подавляют развитие мохового покрова, ОПП которого лишь в редких случаях превышает 5—7 %. Мхи обычно приурочены к пням, колодам, основаниям стволов деревьев. Наиболее постоянны *Brachythecium salebrosum*, *Sanionia uncinata*, *Dicranum scoparium*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*. Осинники с преобладанием *Aconitum septentrionale* характерны для европейского Северо-Запада России (Ипатов, 1960; Ниценко, 1972; Бибикова, 1998) и Сибири (Демиденко, 1978; Данилин, 1988). Т. В. Бибикова (1998) указывает, что эта ассоциация типична для подзоны южной тайги. Однако в Республике Коми она, по нашим данным, распространена исключительно в подзоне средней тайги (Сыктывдинский, Княжпогостский, Удорский, Усть-Куломский, Троицко-Печорский районы).

В местообитаниях с повышенной влажностью почв (понижения рельефа, поймы ручьев, подножия склонов) формируются осинники таволговые (Populus tremula – Filipendula ulmaria) и осинники вейниковые (Populus tremula – Calamagrostis purpurea (C. canescens)), в травяном покрове которых возрастает роль гигрофитов. Осина не выдерживает застойного увлажнения, поэтому сообщества с господством таволги вязолистной, вейника пурпурного или вейника седеющего встречаются редко и не занимают больших площадей. Осинники таволговые и

осинники вейниковые описаны в подзоне средней тайги, на территориях Сысольского, Сыктывдинского, Усть-Вымского, Княжпогостского и Усть-Куломского районов. Мы не приводим их детальной характеристики, но составить представление о роли различных эколого-ценотических групп видов в сообществах этих ассоциаций можно на основании данных табл. 2.

А. Н. Лащенкова (1954) классифицировала осиновые леса с преобладанием *Filipendula ulmaria* как крупнотравные, однако, по нашему мнению, более справедливы лесотипологические построения А. А. Ниценко (1972), который относит таволговые осинники к числу гидрофильных. Сообщества с преобладанием *Filipendula ulmaria* описаны на европейском Северо-Западе (Ипатов, 1960; Ниценко, 1972; Бибикова, 1998) и в центральных областях (Гроздов, 1950; Курнаев, 1968) России, в Западной Сибири (Демиденко, 1978). Из стран ближнего зарубежья они характерны для Белоруссии (Юркевич, Гельтман, 1965). Осинники с господством *Calamagrostis canescens* широко распространены на европейском Северо-Западе России (Ипатов, 1960; Ниценко, 1972; Бибикова, 1998). Известны также из Белоруссии (Юркевич, 1960; Юркевич, Гельтман, 1965). Осинники аконитовые и таволговые являются коротко производными, возникают на месте крупнотравных ельников и сменяются ими во времени.

В поймах рек осина образует насаждения, тянущиеся узкими полосами по берегам стариц и озер. В силу периодического затопления и седиментации местообитания характеризуются специфическими экологическими условиями. Почвы аллювиальные дерновые и аллювиальные лугово-болотные, с переменным режимом увлажнения. Пойменные осинники имеют первичное происхождение, формируются по мере зарастания аллювиальных наносов по берегам мелеющих водоемов или пойменных лугов. В поймах прослежены все стадии формирования насаждений осины, кроме перестойных (I—IX классы возраста). Древостои обычно чисто осиновые, реже в них отмечена примесь березы повислой (1—2, в отдельных случаях до 5 единиц по составу). Осина хорошо возобновляется, насаждения разновозрастные. Подрост хвойных пород (пихты, сосны, ели) представлен единичными экземплярами. Отличительная особенность пойменных осинников — наличие хорошо развитого, богатого по видовому составу подлеска. Сомкнутость кустов в отдельных случаях может достигать 0.6—0.8. Наиболее постоянные и обильные компоненты подлеска — *Rosa acicularis*, *R. majalis*, *Frangula alnus*. Только в подлеске пойменных осинников отмечены *Virburnum opulus*, *Swida alba*. Северная граница распространения этих видов в Республике Коми проходит по р. Вычегда. Всего в осиновых лесах рассматриваемого типа зарегистрированы 18 видов кустарников.

К числу наиболее ценотически значимых видов травяного покрова принадлежат *Rubus saxatilis* и *Carex cespitosa*. Высоким постоянством характеризуются также виды группы Galium physocarpum, однако значительных градаций обилия они достигают редко. Длительное затопление, наличие мощного опада осины и травянистых растений угнетают развитие мохового покрова, общее проективное покрытие которого редко превышает 5 %. Наиболее постоянный и обильный компонент напочвенного покрова — *Climacium dendroides*.

Типологическое разнообразие пойменных травянистых осинников, так же как и видовое, беднее, чем суходольных. В них можно выделить 2 ассоциации — о с и н н и к и р а з н о т р а в н о - к о с т я н и ч н ы е (Populus tremula – Rubus saxatilis – Climacium dendroides) и о с и н н и к и д е р н и с т о о с о к о в ы е (Populus tremula – Carex cespitosa). Разнотравно-костяничные осиновые леса развиваются на гривах в центральных частях пойм. Осинники дернистоосоковые приурочены к экотопам, подвергающимся более длительному затоплению — межгривным понижениям, берегам мелеющих озер и стариц с аллювиальными лугово-болотными почвами. В литературе мы не нашли описаний выделенных нами ассоциаций пойменных осинников.

В массиве данных, которыми мы располагаем, имеются геоботанические описания суходольных осиновых лесов подзон южной и средней тайги Республики Коми, которые могут быть отнесены к ассоциациям Populus tremula – Equisetum sylvaticum,

Populus tremula – Equisetum pratense, Populus tremula – Deschampsia cespitosa, Populus tremula – Geranium sylvaticum. Мы не приводим их детальной характеристики, поскольку они имеют крайне ограниченное распространение. Осинники щучковые и осинники хвощевые (с доминированием *Equisetum sylvaticum* либо *E. pratense*) описаны для Северо-Запада Европейской России (Ниценко, 1972; Бибикова, 1998), где также встречаются редко.

Суходольные осинники, имеющие вторичное происхождение, могут быть классифицированы как короткопроизводные. Изучение динамики численности подроста в производных лесах разного возраста показало, что осина активно возобновляется только в молодых и средневозрастных насаждениях. В древостоях более старших классов возраста численность ее подроста редко превышает 200 шт./га. В то же время в осиновых лесах создаются благоприятные условия для возобновления хвойных пород — ели и пихты. Уже в средневозрастных осинниках хорошо выражен II полог хвойных деревьев. В спелых осинниках IX—X классов возраста ель и пихта не только образуют II полог древостоя, но и входят в состав I полога. Перестойные насаждения, в которых по запасу преобладает осина, представляют собой завершающий этап смены осиновых лесов хвойными — доля хвойных пород достигает в них 5 единиц по составу. В спелых пойменных осинниках ценопопуляции *Populus tremula*, напротив, нормальные, полночленные, а подрост хвойных пород отсутствует или крайне немногочисленный. Это позволяет сделать вывод о длительно производном характере обследованных пойменных насаждений.

Благодарности

Исследования выполнены при поддержке программы «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анучин Н. П. Лесная таксация. М.; Л., 1952. 532 с.

Бибикова Т. В. Классификация осиновых лесов Северо-Запада России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 48—57.

Василевич В. И. Классификация сероольшатников Северо-Запада европейской части РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 731—741.

Василевич В. И. Незаболоченные березовые леса Северо-Запада Европейской России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 1—13.

Василевич В. И. Заболоченные березовые леса Северо-Запада Европейской России // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 19—29.

Василевич В. И. Сероольшатники Европейской России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 28—42.

Василевич В. И. Мелколиственные леса Северо-Запада Европейской России: циклы растительных ассоциаций // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 2. С. 46—53.

Виликайнен М. И. Фитоценологическая характеристика двух типов осинников южной Карелии и встречаемость в них лекарственных растений // Ресурсы ягодных и лекарственных растений и методы их изучения. Петрозаводск, 1975. С. 139—143.

Гаврилов К. А., Карпов В. Г. Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены // Тр. Ин-та леса и древесины. 1962. Т. 52. С. 5—118.

Гельтман В. С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии. Минск, 1982. 326 с.

Гроздов Б. В. Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. Брянск, 1950. 55 с.

Данилин М. А. Осиновые леса Сибири. Красноярск, 1988. 175 с.

Дегтева С. В., Ипатов В. С. Сероольшаники Северо-Запада РСФСР. Л., 1987. 252 с.

Демиденко В. П. Осинники Среднего Приобья. Новосибирск, 1978. 160 с.

Ипатов В. С. Типы осиновых лесов Северо-Запада РСФСР // Вестн. ЛГУ. 1960. Сер. биол. Вып. 1. № 3. С. 23—40.

Ипатов В. С. Об оценке данных проективного учета // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 3. С. 382—386.

Ипатов В. С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1380—1388.

Ипатов В. С., Герасименко Г. Г. Основные теоретические подходы к динамической типологии леса // Лесоведение. 1992. № 4. С. 3—9.

Ипатов В. С. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб., 1998. 93 с.

Колесников Б. П. Состояние советской лесной типологии и проблема генетической классификации типов леса // Изв. Сибирск. отд. АН СССР. 1958а. № 2. С. 109—122.

Колесников Б. П. О генетической классификации типов леса и задачах лесной типологии в восточных районах СССР // Изв. Сибирск. отд. АН СССР. 1958б. № 4. С. 113—124.

Колесников Б. П. Генетическая классификация типов леса и ее задачи на Урале // Тр. Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР. 1961. Вып. 27. С. 47—59.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычск. гос. заповедника. 1940. Вып. 2. 416 с.

Курнаев С. Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М., 1968. 355 с.

Лазарев Н. А. Леса Коми АССР // Леса СССР. М., 1966. Т. 1. С. 197—217.

Лащенкова А. Н. Осиновые леса // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., 1954. Т. 3. Ч. 1. С. 219—222.

Мартыненко В. А. Флора северной и средней подзон тайги европейского Северо-Востока: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 31 с.

Марьин Е. М. Некоторые данные о сердцевинной гнили осиновых насаждений Карелии // Петрозаводск, 1967. С. 119—124.

Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л., 1987. 192 с.

Ниценко А. А. К истории формирования современных типов мелколиственных лесов Северо-Запада европейской части СССР // Бот. журн. 1969а. Т. 54. № 1. С. 3—12.

Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969б. Т. 54. № 7. С. 1002—1014.

Ниценко А. А. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л., 1972. 138 с.

Петровский П. Я. Типы и ассоциации осиновых лесов северо-восточной части БССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1963. 27 с.

Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. 530 с.

Производительные силы Коми АССР // Растительный мир. М.; Л., 1954. Т. 3. Ч. 1. 377 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 471 с.

Смилга Я. Я. Осина. Рига, 1986. 234 с.

Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П. Методические указания к изучению типов леса. М., 1957. 115 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 197 с.

Юркевич И. Д. Осинники БССР и их типология // Сб. науч. работ Института лесного хозяйства. Минск, 1960. Вып. 13. С. 65—69.

Юркевич И. Д., Гельтман В. С., Парфенов В. И. Сероольховые леса и их хозяйственное использование. Минск, 1963. 142 с.

Юркевич И. Д., Гельтман В. С. География, типология и районирование лесной растительности. Минск, 1965. 288 с.

Юркевич И. Д., Ловчий Н. Ф., Гельтман В. С. Леса Белорусского Полесья. Минск, 1977. 287 с.

Юркевич И. Д., Голод Д. С., Адерихо В. С. Растительность Белоруссии, ее картографирование, охрана и использование. Минск, 1979. 247 с.

Яковлев Ф. С., Воронова В. С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск, 1959. 190 с.

SUMMARY

Classification of aspen forests of the Komi Republic (the southern and the middle taiga subzones) was made, based on participation of the dominant species in the herbaceous layer and combination of ecological-coenotic groups of species. 20 plant associations of aspen forests are distinguished and chracterized. The syntaxa were united into two types (true-moss and haircap-moss) and one group of types (herbaceous).

УДК 582.715.085:581.522.4

© М. М. Ишмуратова

RHODIOLA IREMELICA (*CRASSULACEAE*) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

M. M. ISHMURATOVA. *RHODIOLA IREMELICA* (*CRASSULACEAE*) IN THE SOUTHERN URALS

Сибайский институт Башкирского государственного университета
Поступила 27.03.2001
Окончательный вариант получен 20.08.2001

Приведены результаты комплексных (популяционных, фитоценотических, онтогенетических, анатомо-морфологических, кариологических, химических, культуры тканей, иммуноферментных, фармакологических) исследований уральского эндемика *Rhodiola iremelica*. Обоснованы таксономическая самостоятельность вида и необходимость усиления режима охраны популяций.
Ключевые слова: *Rhodiola*, таксономия, охрана растений, Южный Урал.

Rhodiola iremelica Boriss. (сем. *Crassulaceae*) был выделен А. Г. Борисовой (1939) из *Rhodiola rosea* L. и описан в качестве самостоятельного вида. Морфологические характеристики 2 видов по Борисовой (1939), которые для *R. iremelica* соответствуют больше горно-тундровому экотипу, приведены в табл. 1. Дополнительные дифференцирующие морфологические признаки приведены в табл. 2.

Rhodiola iremelica — уральский высокогорный эндемик, встречающийся на Южном и Среднем Урале. По мнению П. Л. Горчаковского (1954), *R. iremelica* является молодым эндемиком, сформировавшимся в послеледниковое время вследствие изолированности флоры южноуральского региона от аналогичной флоры северной части Урала. Относительно самостоятельности этого вида нет единого мнения. Ряд исследователей (Котов, 1947; Игошина, 1966; Краснов и др., 1978, 1979; Шарафутдинов, 1983; Куркин и др., 1986; Кучеров и др., 1987; Фатхиев, Фатхиева, 1990; Паутова, 1993, 1995; Сацыперова и др., 1995; Черепанов, 1995; Лихонос и др., 1999; Гончарова, 2000) придерживаются системы рода *Rhodiola*, разработанной А. Г. Борисовой (1939, 1970), и считают *R. iremelica* самостоятельным видом. Другие авторы рассматривают его в рамках широко понимаемого вида *R. rosea* (Webb, 1964; Горчаковский, 1966; Ohba, 1981; Горчаковский, Шурова, 1982; Шурова, 1983; Петровский, 1984; Кожевников, 1988; Ишбирдин и др., 1996).

Цель работы — сравнительное изучение начальных этапов онтогенеза, анатомо-морфологических и химических признаков *R. rosea* и *R. iremelica* для уточнения таксономического статуса последней, изучение некоторых биологических особенностей развития *R. iremelica* в природных условиях, при интродукции и в условиях культуры in vitro, изучение вида в качестве перспективного лекарственного растения, а также обоснование необходимости усиления мер охраны популяций вида.

Работу выполняли с 1989 г. в группе пищевых, кормовых и лекарственных растений Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, в Лаборатории биотехнологии растений Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН, на кафедре ботаники Сибайского ин-та Башкирского государственного университета.

Материалом послужили образцы растений и семена *R. rosea* из 14 пунктов Горного Алтая и *R. iremelica* из 9 пунктов Южного Урала.

ТАБЛИЦА 1

Сравнительно-морфологическая характеристика *Rhodiola rosea* и *R. iremelica* (по А. Г. Борисовой, 1939)

Органы	*Rhodiola rosea*	Rhodiola iremelica
Корневище	Деревянистое, мощное, большей частью ветвящееся, многоглавое, покрыто редуцированными чешуевидными листьями	Толстое, прямое, вертикальное, стержень разветвленный, мощный
Ортотропные побеги	Неветвистые, прямостоячие или несколько изогнутые, в незначительном числе от 15 до 70 см выс.	Неветвистые, прямостоячие или несколько изогнутые, в незначительном числе от 15—20 (30) см выс.
Листья	Расставленные, косо вверх направленные, многочисленные, зеленоватые, редко сизо-зеленые, цельнокрайные или в верхней части к основанию суженные, не стеблеобъемлющие, форма листьев срединной формации от эллиптической до ланцетовидной; чешуевидные листья треугольной формы и полукруглые, 5 мм дл., 4 мм шир.	Сближенные, зеленые, форма листьев срединной формации продолговато-яйцевидная, 2—2.5 см дл., 1—1.5 см шир., крупно- и неравнозубчатые на верхушке, с широким клиновидным основанием; чешуевидные листья перепончатые, треугольные, острые, 5—7 мм дл., 5 мм шир.
Соцветие	Густое, щитковидное, многоцветковое, 3—4 (6) см шир., 2 см дл., с удлиненными, разветвленными и изогнутыми, тонкими ветвями, безлистное, лишь при основании с прицветным листом	Густое, щитковидное, многоцветковое, 2—4 см шир., 1—1.5 см дл.
Цветки	Актиноморфные, короче цветоножек, 4—5-членные, желтые, 3—4 мм дл.; чашелистики линейно-ланцетные, около 1 мм дл., в 1.5—2 раза короче лепестков; лепестки линейные или продолговатые, желтые или зеленоватые, туповатые; тычинки в пыльниковых цветках превышают лепестки, с желтыми нитями и желтыми пыльниками; завязи в пестичных цветках загнутые; подпестичные чешуи, с длиной в 2—3 раза превышающей ширину, 1—1.5 мм дл., 0.5 мм шир., к верхушке несколько суженные, усеченные, выемчатые	Пестичные цветки длиннее цветоножек; пыльниковые равны цветоножкам; чашелистики пыльниковых цветков линейно-ланцетные, острые, около 1 мм дл.; лепестки зеленые, около 3 мм дл., линейные, туповатые; тычинки несколько превышают лепестки, с округлыми пыльниками и нитевидными нитями
Плод	Зеленоватые листовки, 6—8 мм дл., прямостоячие, с коротким, толстым, оттянутым наружу, около 0.5 мм дл. носиком	Зеленоватые листовки
Семена	Мелкие, ланцетные, 2 мм дл., кверху суженные, окраска от темно- до светло-коричневой	Ланцетные, несколько больше 1 мм дл.

ТАБЛИЦА 2

Отличительные морфологические признаки *Rhodiola rosea* и *R. iremelica*

Органы	*Rhodiola rosea*	Rhodiola iremelica
Семядоли	Округло-яйцевидные или округлые со слабозаостренной верхушкой и клиновидным основанием; отношение длины пластинки семядолей к длине черешка — 1.5—2.0	Округлые, с округлой верхушкой и клиновидным основанием; отношение длины пластинки к длине черешка — 1.2—1.4
Первые листья	Сизо-зеленые; пластинка округлояйцевидная с заостренной верхушкой и клиновидным основанием; отношение длины пластинки к длине черешка — 1.5—1.8	Сизые; пластинка округлая с округлой верхушкой и округлоклиновидным основанием; отношение длины пластинки к длине черешка около 1.0
Листья срединной формации	Сизо-зеленые, от ланцетных до продолговатых, почти цельнокрайные, на верхушке отклоненно-пильчатые, с несколькими зубцами; индекс листа больше 2.5 (2.7—3.6)	Сизые, от продолговато-яйцевидных до эллиптических с широким клиновидным основанием, от цельнокрайных до крупно- и неравнозубчатых; индекс листа меньше 2.5 (1.7—2.5)
Листья низовой формации	Чешуевидные, ланцетные с заостренной верхушкой	Чешуевидные, округло-яйцевидные с широким клиновидным основанием, с округлой, редко с заостренной верхушкой
Репродуктивные побеги	25—70 см выс.	6—40 см выс.
Почки возобновления	Число почечных чешуй — 10; вегетативные — конусовидные, смешанные — куполообразные	Число почечных чешуй — 6; вегетативные — округлые, смешанные — куполообразные, почти округлые
Цветки	Лепестки собственно женских цветков туповатые, длиннее чашелистиков; нектарник язычковидный, суженный кверху, с выпуклой верхушкой, длина нектарника в 2—3 раза превышает ширину; функционально мужские цветки короче цветоножек	Лепестки собственно женских цветов заостренные, равны чашелистикам; нектарник широкотрапециевидный, расширяющийся кверху, с выемчатой верхушкой, длина нектарника в 1.5—1.8 раза превышает ширину; соцветий с функционально женскими цветками не обнаружено; функционально мужские цветки равны цветоножкам
Семена	От желто-бурого до темно-коричневого цвета, от яйцевидной до продолговатой формы, 1.8—2.2 мм дл., 0.8—1.0 мм шир.	От коричнево-бурого до темно-коричневого цвета, от овальной до яйцевидной формы, 1.6—2.0 мм дл., 0.9—1.1 мм шир.

В исследованиях использованы следующие методы: популяционный, фитоценотический, онтогенетический, анатомо-морфологический, кариологический, химический, культуры тканей, иммуноферментный, фармакологический.

Географическое распространение, экология, фитоценология

Rhodiola iremelica произрастает в зоне умеренно холодного и влажного климата с годовой суммой осадков 550—800 мм. Ведущими экологическими факторами, определяющими жизненный ритм растений, являются значительные суточные перепады температур (20 градусов и более), интенсивная солнечная радиация, летние

снегопады, короткий вегетационный период, бедный питательными веществами маломощный почвенный покров.

Вид приурочен к горно-тундровым и горно-луговым органо-щебнистым почвам на высотах от 900 до 1500 м. В почвах содержится значительное количество валового и легкогидролизуемого азота, фосфора и калия, в меньшей степени — кальция и магния (Котов, 1947; Шарафутдинов, 1983).

На Южном Урале *R. iremelica* встречается на хребтах Машак, Крыкты, горах Ямантау, Большой Шелом и Поперечная (хр. Зигальга), Малый и Большой Иремель, Арвяк-Рязь, Большой Шатак (Мулдашев, 1985; Красная..., 1987; Кучеров и др., 1987; Определитель..., 1989), где она приурочена к гольцам, скалистым обнажениям и россыпям камней в подгольцовом и верхнем лесном поясах. На Среднем Урале *R. iremelica* встречается среди россыпей, вдоль ручьев, на полузадерненных местах (Игошина, 1966; Ареалы..., 1990).

Наиболее типичными местообитаниями *R. iremelica* на Южном Урале являются сообщества асс. Rhodiolo-Caricetum ensifoliae Ischbirdin et al., 1996 (союз Anemonastro-Festucion ovinae Chytry et al., 1993, порядок Juncetalia trifidi Daniels, 1994, класс Caricetea curvulae Br.-Bl., 1948), которые описаны на плато сопок Большого и Малого Иремеля. Эти сообщества относились также к травяно-моховым тундрам и описывались как осоково-ритидиевые пятнистые тундры наиболее возвышенных частей Южного Урала (Горчаковский, 1975). Здесь *R. iremelica* предпочитает незадерненные участки окраин каменных котлов и гряд, а также глинисто-щебнистых пятен. Как правило, корневища уходят в субстрат вдоль камней, где условия увлажнения более благоприятны для растения.

Rhodiola iremelica с невысоким постоянством отмечена в горно-тундровых сообществах с доминированием *Carex rupestris* All. и *Dryas octopetala* L., приуроченных к малоснежным и бесснежным элементам рельефа.

В подгольцовом поясе *R. iremelica* встречается на каменистых участках среди высокотравных лугов класса Mulgedio-Aconitetea Hadač et Klika in Klika et Hadač, 1944. Эти местонахождения отмечены между сопками Малого Иремеля.

В верхнем лесном поясе горного массива Иремель *R. iremelica* обнаружена на валунах и расщелинах вдоль ручья Тыгын. Местообитания отличаются от прочих затенением и сильным увлажнением. Аналогичные условия обитания типичны для *R. rosea* на Алтае.

На хребтах Урал-Тау и Крыкты *R. iremelica* является элементом сообществ тенистых скал союза Cystopteridion Richard 1972 (класс Asplenietea trichomanis (Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl., 1934) Oberd., 1977). Кроме того, здесь вид нередко встречается в составе сообществ остепненных редкостойных петрофитных сосново-березово-лиственничных лесов порядка Astero alpini-Laricetea sibiricae Ermakov et I. Korotkov in Ermakov et al., 1992, а также на валунах под пологом березняков северных склонов.

Возрастная и половая структуры ценопопуляций

В 1999—2000 гг. проведено исследование состояний ценопопуляций *R. iremelica* на территориях Учалинского, Белорецкого, Абзелиловского районов Башкортостана. Всего исследовано 8 ценопопуляций в сообществах на высотах от 850 до 1575 м над ур. м.: горно-тундровое сообщество, г. Иремель, 1575 м над ур. м. (1), приручьевое сообщество, г. Иремель, 1100—1200 м над ур. м. (2), скальное сообщество, вершины хр. Урал-Тау, 900—1000 м над ур. м. (3, 4, 5), скальные сообщества, хр. Крыкты, около 1000 м над ур. м. (6), горно-степное сообщество, хр. Урал-Тау, около 1000 м над ур. м. (7), горно-степное сообщество, хр. Крыкты, 850 м над ур. м. (8).

Для *R. iremelica* выявлены несколько типов возрастных спектров ценопопуляций, зависящих от условий произрастания растений.

Горно-тундровая ценопопуляция (1) нормальная, неполночленная с одновершинным симметричным базовым спектром. Такой же тип базового спектра у горно-степ-

ных ценопопуляций (7, 8). В перечисленных ценопопуляциях преобладают виргинильные и генеративные особи.

Скальные ценопопуляции (3, 4, 5, 6) неполночленные, характеризуются двувершинными базовыми спектрами с незначительным повышением доли прегенеративных (ювенильных в ценопопуляциях 4 и 5, имматурных в ценопопуляции 3, виргинильных в ценопопуляции 6) и преобладанием сенильных особей.

Для приручьевой ценопопуляции (2) характерен неполночленный правосторонний базовый спектр с преобладанием субсенильных и сенильных особей.

Половая структура ценопопуляций различна и зависит, по-видимому, от условий местообитания растений. Как было показано для *R. rosea*, на Северном Урале с поднятием в горы и продвижением на север характерно снижение обоеполых особей от 90—100 до 1—5 %, а также увеличение собственно женских особей с 2—3 до 25—60 % (Фролов, 1998). По результатам наших исследований, для *R. iremelica* в градиенте высотности (2 градации — 1575 м над ур. м. и ниже 1000 м над ур. м.) с поднятием в горы наблюдается увеличение доли особей с собственно женскими (от 4.9 до 23.5 %) и обоеполыми цветами (от 5.9 до 70.6 %), а также снижение доли с функционально мужскими цветами (от 29.3—32.4 до 5.9 %).

Биологические особенности роста и развития

Rhodiola iremelica типичный S-стратег, обладающий низкими темпами роста и развития, при стрессовых условиях легко переходит в состояние покоя, приостанавливая ростовые процессы.

R. iremelica — гемикриптофит, имеет плагиотропный ризом, почти полностью погруженный в субстрат. Ассимилирующие побеги ортотропные, для них не характерно ветвление. Все побеги несут одну весенне-летнюю генерацию листьев. В природе растения характеризуются длительным виргинильным периодом развития (от 15 до 40 лет) и большой продолжительностью жизни.

Вегетационный период длится всего 3—3.5 мес, что связано с длительным внутрипочечным развитием (более 10 мес) и с заблаговременной закладкой цветочных органов в почках возобновления в год, предшествующий вегетации. Для *R. iremelica* характерно наличие 2 типов почек возобновления: вегетативных и смешанных. Почки отличаются формой и размерами (Ишмуратова, Сацыперова, 1998). С июня по декабрь в почках содержание эндогенных гормонов (ауксинов и цитокининов) высокое, что свидетельствует об интенсивных процессах роста и развития, происходящих в почках. В этот период времени в вегетативных почках происходит формирование меристематического бугорка, зачатка побега и листовых примордиев, а в почках смешанного типа — дифференциация соцветий. С января по февраль почки находятся в состоянии покоя. Содержание абсцизовой кислоты (АБК) в данный период достигает своего максимума, а ауксинов и цитокининов минимума. В конце февраля в почках происходит постепенное снижение содержания АБК и стремительное накопление ауксинов и цитокининов, которое к апрелю—маю достигает своего максимума. С наступлением первых теплых дней происходит быстрое отрастание надземных генеративных и ассимиляционных побегов (Ишмуратова, 1998а).

Известно, что одним из адаптивных к экстремальным условиям признаков растений является высокое содержание фенольных соединений (Виленский, 1981). Нами выявлено, что подземные органы *R. iremelica* богаты соединениями, относящимися к флаволигнанам, флавоноидам, фенилпропаноидам, простым фенолам, фенилэтаноидам, фенилкарбоновым кислотам (Сацыперова и др., 1995). Обнаружено, что сырье (корневища и корни) растений обладает антиоксидантной активностью, что также является признаком адаптации вида к стрессовым условиям (Гарифуллина и др., 1998; Гарифуллина и др., 2000). Однако антиоксидантная активность *R. iremelica* несколько ниже, чем у *R. rosea* (Гарифуллина и др., 1998; Герчиков и др., 1998).

Скорость протекания митотического цикла *R. iremelica*, по-видимому, также определяется экстремальными условиями обитания. В результате проведенных ци-

тогенетических исследований, в меристемах проростков обнаружено незначительное число метафаз и анафаз, что свидетельствует о замедленных процессах клеточного деления или о быстром прохождении фаз митоза (Ишмуратова, Лихонос, 1995).

Антэкология

В год, предшествующий вегетации, в почках смешанного типа закладываются зачатки генеративных органов. Каждая особь имеет побеги с однотипными в половом отношении цветками. Каждый репродуктивный побег несет одно соцветие.

Фаза бутонизации наступает в конце апреля, фаза цветения — в начале мая. Соцветие однотипное, монотелическое, многоцветковое, плейохазий. Плейохазий состоит из центрального цветка и парциальных соцветий, образованных моно-, дихазием, двойным дихазием. Распускание цветков в плейохазии происходит по центробежному типу. Для *R. iremelica* характерен дневной тип распускания цветков. Всем типам цветков свойственно однократное распускание венчика, который относится к хазмогамному типу. Длительность цветения зависит от типа цветков.

У *R. iremelica* установлено наличие функционально мужских, собственно женских и обоеполых цветков (Ишмуратова, 1997).

Функционально мужские цветки характеризуются хорошо развитыми тычинками с фертильной пыльцой и пестиками с недоразвитыми семяпочками. Окраска околоцветника от лимонно-желтого до медово-желтого.

Для обоеполых цветков характерно наличие хорошо развитых тычинок и пестиков. Число пестиков 4 (редко 5), тычинок — от 8 до 12. Чашелистики и лепестки желто-зеленого цвета, тычиночные нити и тычинки желтого цвета.

В собственно женских цветках отсутствуют тычинки, имеются хорошо развитые пестики. У оснований пестиков имеется по одному хорошо развитому нектарнику. У *R. iremelica* длина нектарников в 1.5—1.8 раза превышает ширину, у *R. rosea* — в 2—3 раза. Нектарники у исследованных видов отличаются по форме: у *R. iremelica* — расширяющийся кверху, широкотрапециевидный, с выемчатой верхушкой, у *R. rosea* — язычковидный, суженный кверху, с выпуклой верхушкой. Такую же язычковидную форму нектарников отмечают для *R. rosea*, обитающей на европейском Северо-Востоке (Фролов, Полетаева, 1998). Число долей околоцветника — 4, встречаются 6—8-членные цветки, цвет — желто-зеленый.

Функционально женских цветков, описанных для *R. rosea* (Паутова, 1993), у *R. iremelica* не обнаружено.

Первыми начинают распускаться функционально мужские и обоеполые цветки. Длительность цветения функционально мужских цветков — 2—6 дней, обоеполых цветков — 11—24. Собственно женские цветки распускаются на несколько дней позже функционально мужских и обоеполых. Продолжительность их цветения самая большая и составляет 12—25 дней. По срокам цветения *R. iremelica* относится к группе поздневесенних или раннелетних растений.

Конец цветения сопровождается разрастанием завязи. Образуются плоды — листовки ланцетной формы 5—8 мм дл., с коротким (около 0.5 мм) носиком. По срокам созревания плодов вид относится к среднеспелым. Созревание семян в среднем длится 35—50 дней. В первые годы цветения реальная семенная продуктивность на 41—53 % ниже потенциальной.

По способу опыления вид относится к энтомофильным растениям. Основными опылителями являются мухи (отряд Diptera).

Кариологические особенности

Соматическое число хромосом у *R. rosea* и *R. iremelica* одинаково — 2n=22. Метафазные хромосомы мелких размеров (0.5—2 мкм). Хромосомы видов отличают-

ся по морфологии. У *R. rosea* четко идентифицированы 2 пары хромосом с маленькими спутниками на тонкой нити, центромеры слабо заметны. У *R. iremelica* спутниковые хромосомы отсутствуют (Лихонос, Калашник, 1999).

Химические данные
(биологически активные вещества)

Из корневищ с корнями *R. iremelica* нами выделено 17 индивидуальных соединений, относящихся к флавоноидам, флаволигнанам, фенилпропаноидам, простым фенолам, простым терпенам и стеринам. Из них 15 соединений обнаружены у обоих видов: родиолин, родионин, родиозин, кемферол, коричный спирт, розавин, розарин, розин, салидрозид, тирозол, розиридин, розиридол, ситостерин, даукостерин, галловая кислота. Для *R. iremelica* характерно наличие кофейной и п-гидроксибензойной кислот, которые отсутствуют в *R. rosea*, а также отсутствие трицина и его глюкозидов, которые присутствуют в *R. rosea*. Содержание циннамилгликозидов: розавина, розарина, розина (ведущей группы биологически активных веществ *R. rosea*) в сырье *R. iremelica* сравнительно невысокое (Сацыперова и др., 1995; Ишмуратова, 1996а).

Таким образом, результаты изучения морфологических, кариологических и химических (биологически активные вещества) признаков подтверждают правомерность мнения Борисовой (1939, 1970) о видовой самостоятельности *R. iremelica*.

Начальные этапы онтогенеза при интродукции

При интродукции в условиях г. Уфы *R. iremelica* в течение первых 3 лет жизни проходит 2 периода развития: латентный и прегенеративный и вступает в 3-й — генеративный. В течение этого времени нам удалось проследить 6 возрастных состояний: семена, проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное и молодое генеративное (Ишмуратова, Сацыперова, 1998).

Семена от овальной до яйцевидной формы, окраска их изменяется от коричнево-бурой до темно-коричневой. Размеры семян — 1.6—2.0 мм дл., 0.9—1.1 мм шир. Масса 1000 шт. семян колеблется от 102 до 175 мг. Размеры и масса семян зависят от экологических условий: чем выше над уровнем моря, тем мельче и легче семена. Грунтовая всхожесть необработанных семян довольно низкая — 2.5—27 %. После стратификации всхожесть семян достигла 43—56 %, после обработки экзогенными регуляторами роста (цитокинин и гиббереллововая кислота) всхожесть семян увеличилась до 95—98 %. Семена *R. iremelica* мельче и легче семян *R. rosea*.

Проростки. Тип прорастания семян — надземный. Для проростков характерно наличие 2 семядолей, одного укороченного осевого побега, несущего 1—4 зародышевых листа, голого, слегка утолщенного гипокотиля, стержневого корешка.

Ювенильное состояние. Для ювенильного возвратного состояния характерно образование ассимиляционных побегов. Особи в этом состоянии имеют 1 укороченный побег, несущий 1—4 зародышевых листа, 1—4 ассимиляционных побега, имеющие листья 2 (низовой и срединной) формаций (для растений 2-го года вегетации), корневище и стержневой корень. Листья срединной формации сидячие, цельнокрайные.

Имматурное состояние. Для особей имматурного возрастного состояния характерно появление зубчатости по краям листьев срединной формации, наличие ассимиляционных побегов в количестве 1—8, корневища, стержневого корня и придаточных корней.

Виргинильное состояние. Особи, вступившие в виргинильное состояние, характеризуются появлением, наряду с ассимиляционными, ростовых боковых побегов в числе 2—7 шт.

Молодое генеративное состояние характеризуется появлением репродуктивных побегов. У репродуктивных побегов 3 формации листьев: низовые — чешуевидные, срединные — ассимилирующие, верховые — мелкие ассимилирующие, расположенные в основании соцветий.

Rhodiola iremelica и *R. rosea* обладают сходством прохождения основных этапов онтогенеза. Отличительные особенности видов проявляются начиная с первых возрастных состояний. В состоянии проростка виды отличаются по форме и окраске семядолей, первых листьев, по отношению длины пластинок семядолей и 1-го листа к длине черешков. В ювенильном, имматурном и виргинильном состояниях виды отличаются по форме, окраске, краю пластинки листа срединной формации ассимиляционных побегов. В генеративном состоянии отличительные признаки проявляются у функционально мужских (относительная длина цветоножек и цветков) и собственно женских цветков (форма и форма верхушки лепестков, относительная длина чашелистиков и лепестков, форма нектарников), у репродуктивных побегов (форма, окраска, край листьев срединной формации). Дополнительным таксономическим признаком для видов может служить индекс листа срединной формации репродуктивного побега, который для *R. rosea* равен 2.7—3.6, а для *R. iremelica* — 1.7—2.5.

Особенности роста и развития при интродукции

Для интродуцированных растений характерно увеличение числа и размеров вегетативных и репродуктивных побегов в 1.5—2 раза, числа листьев в 2—3 раза, средней площади пластинки листа на 2.1 см², числа почек возобновления в 10—12 раз (Ишмуратова, 1996а; Ишмуратова, Сацыперова, 1998).

В первые 2 года жизни масса надземных органов преобладает над подземными в 3—8 раз. К 3-му году вегетации происходит постепенное увеличение массы подземных органов. Наибольший прирост сырьевой продуктивности подземных органов характерен для растений, выращенных из семян, экзогенно обработанных стимуляторами роста. Масса подземных органов растений этого варианта опыта к 3-му году вегетации достигает 75—81 г и превосходит контроль в 3.5—4 раза. К 5-му году вегетации отдельные особи контрольной группы достигают сырой массы подземных органов 63.5—73.3 г (среднее значение 40.1), имеют в среднем по 12 ростовых побегов, на каждом из которых от 3 до 6 почек возобновления.

Rhodiola iremelica вступает позже *R. rosea* в отдельные фенофазы. Начало вегетации обоих видов приходится на середину, а иногда (1995 г.) начало апреля. Длительность вегетации у *R. iremelica* 156—174 дней, у *R. rosea* — 90—169.

Сухое и жаркое лето приводит к раннему окончанию вегетации *R. rosea* (1995 г. 1-я декада июня). В этих условиях отмечалось повторное цветение и плодоношение *R. iremelica*.

При интродукции особи *R. iremelica* в отличие от особей *R. rosea* не повреждаются Nematoda gen. sp.

Клональное микроразмножение in vitro

Автором был разработан лабораторный способ клонального микроразмножения *R. iremelica*, состоящий из следующих этапов: эксплантирование исходной ткани растений, собственно микроразмножение, укоренение размноженных побегов, подготовка растений-регенерантов к высадке в почвенный субстрат, выращивание растений-регенерантов в открытом грунте, проведение первичной химической и фармакологической оценки сырья растений-регенерантов (Ишмуратова, 1995а, б, 1996б, 1998а).

В условиях культуры in vitro для *R. iremelica* характерны следующие типы морфогенеза: 1) пролиферация рыхлого каллуса для клеточной суспензии и морфо-

генного каллуса с последующей регенерацией из него ассимиляционных побегов; 2) активация пазушных меристем ассимиляционных побегов; 3) активация пазушных меристем ростовых побегов. Наиболее эффективным способом клонального микроразмножения является активация пазушных меристем ростовых побегов.

В качестве эксплантов возможно использовать только семена и почки смешанного типа, так как вегетативные почки дают начало лишь ассимиляционным побегам, которые не способны формировать корневище. Изучение внутрипочечного развития *R. iremelica*, анатомо-морфологических особенностей почек и их гормонального статуса позволило выделить оптимальный период времени года для введения почек в культуру in vitro: июнь—июль (перед началом 2-й вегетации побегов) и сентябрь—октябрь. Эксплантирование почек в этот период позволяет повысить число жизнеспособных и неинфицированных эксплантов.

Оптимальной для мультипликации ростовых побегов является питательная среда T. Murashige, F. Skoog (1962), дополненная БАП и ИУК в низких концентрациях. Мультипликация ростовых побегов прегенеративных растений в 1.5—2 раза выше, чем эксплантов, изолированных от средневозрастных генеративных особей.

Rhodiola iremelica является легко укореняемым видом в условиях культуры in vitro. Микрочеренки ростовых побегов укоренялись на питательной среде мультипликации побегов.

Приживаемость растений-регенерантов в почвенных условиях культивирования высокая (95—97 %). Подобрана схема перевода растений-регенерантов из асептических в почвенные условия культивирования, которая позволяет уменьшить возникшее при этом у растений стрессовое состояние.

Результаты кариологических исследований свидетельствуют, что по кариотипу растения-регенеранты *R. iremelica* не отличались от исходных родительских особей (Ишмуратова и др., 1995а).

В условиях культуры in vitro наблюдается быстрое прохождение этапов онтогенеза и некоторые изменения морфогенеза надземных и подземных органов растений. Происходит редукция некоторых онтогенетических признаков различных возрастных состояний растений или наложение признаков одного возрастного состояния на другое.

R. iremelica в условиях in vitro также проявляет признаки S-стратега. Даже при оптимальных соотношениях трофических, физических и гормональных факторов питательной среды в условиях культуры тканей вид характеризуется пониженной ростовой активностью — низким коэффициентом мультипликации побегов. Это проявляется в том, что в течение года от одного экспланта можно получить лишь около 100 растений-регенерантов и размножение вида in vitro возможно только с помощью одного приема культивирования — активацией пазушных меристем ростовых побегов. В случае неудачного подбора питательных сред экспланты *R. iremelica* полностью прекращают ростовые процессы, отмирают ассимиляционные побеги и корни, однако сохраняются почки возобновления на ростовых побегах.

На протяжении 3 лет велись наблюдения за растениями-регенерантами в условиях открытого грунта. Масса сырья (корневища и корни) растений-регенерантов *R. iremelica*, полученных методом культуры тканей, равна массе одновозрастных растений, выращенных из семян в открытом грунте, а по темпам развития регенеранты опережают их, вступая в генеративное состояние на 1-м году жизни (Ишмуратова, 1998б).

Разработанный способ клонального микроразмножения *R. iremelica* может быть использован для ускоренного получения посадочного материала этого вида с перспективой его интродукции и реинтродукции.

Химико-фармакологические исследования

Rhodiola iremelica не является фармакопейным видом, хотя широко используется местным населением как «золотой корень» для приготовления препаратов стимулирующего действия.

Проведена сравнительная характеристика сырья и препаратов из дикорастущей *R. rosea*, включенной в фармакопею СССР (Государственная..., 1990), с сырьем дикорастущей и интродуцированной *R. iremelica*, а также растений-регенерантов *R. iremelica*, полученных методом культуры in vitro.

Основными компонентами экстрактов, определяющими действие начало *R. rosea*, являются салидрозид и гликозиды коричного спирта (циннамилгликозиды), по ним же в настоящее время проводят стандартизацию сырья (ФС 42-2128-83) (изменение № 1 к ФС 42-2126-83 от 26.12.86).

В сырье *R. iremelica* отсутствуют трицин и его глюкозиды. Содержание циннамилгликозидов (розавина, розарина, розина) сравнительно невысокое (Сацыперова и др., 1995). Содержание салидрозида также невысокое — 0.02 М (Гарифуллина и др., 1998).

Наибольшим содержанием суммы фенольных соединений обладает сырье *R. rosea*. По содержанию фенольных соединений и флавоноидов все исследованные образцы можно расположить в возрастающей последовательности: интродуцированная *R. iremelica*, дикорастущая *R. iremelica*, *R. rosea*.

Все исследованные образцы обладают антиоксидантной активностью, которую определяли по периоду индукции и ионольному эквиваленту (ИЭ). Наибольшим периодом индукции и ИЭ обладает сырье *R. rosea*. По ИЭ сырье *R. rosea* превосходит сырье дикорастущей *R. iremelica* в 1.47 раз, интродуцированной в 1.40 раз (Ишмуратова и др., 1995б, 1996а; Гарифуллина и др., 1998).

Выявлено, что ингибирующими компонентами, благодаря которым сырье обладает антиоксидантным действием, являются тирозол, салидрозид, галловая кислота, метилгаллат, кофейная и пара-гидроксибензойная кислоты. Эти природные ингибиторы обладают более низкой антиоксидантной активностью по сравнению со стандартным синтетическим ингибитором ионолом (Гарифуллина и др., 1998).

Сырье интродуцированных особей *R. iremelica* по содержанию антиоксидантов незначительно уступает сырью дикорастущих особей, в то время как содержание антиоксидантов в сырье интродуцированных особей *R. rosea* почти на порядок ниже, чем в сырье дикорастущих растений *R. rosea*.

Первичное фармакологическое изучение настоек из сырья дикорастущих и интродуцированных особей *R. iremelica* показало, что они обладают аналогичным, но более слабым действием в сравнении с препаратом, полученным из сырья дикорастущей *R. rosea*. Для исследования стимулирующих свойств настоек использовали тест «плавание мышей до полного утомления». Длительность плавания мышей на фоне использования препаратов *R. iremelica* по сравнению с контролем увеличивалась в 1.3 (интродуцированной) и 1.5 (дикорастущей) раз, на фоне препаратов *R. rosea* — в 2.3 раза. Активность настойки дикорастущей *R. iremelica* в 1.5 раз уступает активности настойки *R. rosea*.

На мышах выявлено также гонадотропное действие препаратов дикорастущих и интродуцированных особей *R. iremelica* (Ишмуратова и др., 1995б; Ишмуратова, 1996а).

Таким образом, корневища и корни *R. iremelica* можно рекомендовать к использованию в качестве дополнительного источника сырья для приготовления лечебных препаратов стимулирующего и антиоксидантного действия.

Проблемы охраны вида

Rhodiola iremelica включена в Красную книгу Башкирской АССР (1987). Численность этого вида в естественных местообитаниях катастрофически сокращается, хотя и считается, что вид охраняется в Южно-Уральском заповеднике на хребтах Зигальга, Машак и горе Ямантау (Кучеров, 1985), на территории памятников природы «Гора Большой Шатак», «Гора Иремель» (Кучеров и др., 1991). Так, например, в 1984 г. *R. iremelica* на Большом и Малом Иремеле имела плотность 0.24 особи на 1 м^2, а в

1988 г. — 0.09 (Вернигор, Лебедева, 1990). Основной причиной сокращения численности вида является сбор корневищ местным населением и туристами.

Ценопопуляции этого эндемичного вида изучены недостаточно, численность особей *R. iremelica* небольшая. Поскольку ценопопуляции этого вида изолированы друг от друга, то каждая из них уникальна и исчезновение любой является невосполнимой утратой генофонда этого редкого растения.

Из представленных результатов очевидно, что по возрастанию угрожаемости исследованные ценопопуляции можно расположить в ряд: горно-тундровые — горностепные — скальные — приручьевые. В настоящее время из изученных только горно-тундровые и приручьевая ценопопуляции находятся на территории ООПТ (памятник природы г. Иремель), тогда как скальные популяции (угрожаемость которым резко возрастает при заготовках) не охраняются ни в каких формах.

Несмотря на принимаемые меры охраны, *R. iremelica* является одним из самых уязвимых видов флоры Башкортостана. Нам представляется, что наиболее действенной мерой, направленной на сохранение вида, была бы организация на территориях горного массива Иремель и хр. Крыкты особо охраняемых природных территорий более высокого ранга, чем памятник природы, например, природного или национального парка, с выделением местопроизрастания *R. iremelica* в качестве заповедных зон парков.

Благодарности

Выражаю глубокую признательность И. Ф. Сацыперовой, под руководством которой была начата эта работа, а также оказавшим содействие в выполнении отдельных разделов исследований Г. Р. Кудояровой, В. А. Куркину, А. Я. Герчикову, И. А. Паутовой, Д. И. Касимовой, А. Р. Мустафиной, Г. Г. Гарифуллиной, Р. М. Башировой, Т. А. Лихонос.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР. Атлас. Л., 1990. 224 с.

Борисова А. Г. Семейство Толстянковых — *Crassulaceae* DC. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 9. С. 8—39.

Борисова А. Г. Конспект системы сем. *Crassulaceae* флоры СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1970. Т. 6. С. 112—121.

Вернигор Р. А., Лебедева В. В. Родиола розовая в экосистемах Северного Урала // Ботанические исследования на Урале: Тез. докл. Свердловск, 1990. 16 с.

Виленский Е. Р. Полифенольные соединения и устойчивость растений к действию ионизирующих излучений // Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции. Сб. тр. Л., 1981. Ч. 1. С. 134—135.

Гарифуллина Г. Г., Герчиков А. Я., Ишмуратова М. М., Павлова Т. А. Ингибирующая эффективность салидрозида в реакциях радикально-цепного окисления изопропанола // Раст. ресурсы. 2000. Т. 36. Вып. 3. С. 94—99.

Гарифуллина Г. Г., Ишмуратова М. М., Фахрутдинова Е. И., Герчиков А. Я. Антиокислительная активность экстрактов из корневищ и корней *Rhodiola rosea* L. и *R. iremelica* Boriss. // Раст. ресурсы. 1998. Т. 34. Вып. 3. С. 69—74.

Герчиков А. Я., Гарифуллина Г. Г., Ишмуратова М. М. Эффективность и кинетические закономерности ингибирующего действия экстрактов родиолы розовой // Тез. докл. V Междунар. конф. «Биоантиоксидант». М., 1998. 33 с.

Гончарова С. Б. О таксономии представителей подсемейства *Sedoideae* (*Crassulaceae*) российского Дальнего Востока. 2. Роды *Rhodiola* и *Orostachys* // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 120—128.

Горчаковский П. Л. Высокогорная растительность Яман-Тау — крупнейшей вершины Южного Урала // Бот. журн. 1954. Т. 39. № 6. С. 827—841.

Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорного Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР. 1966. Вып. 48. 70 с.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М., 1975. 284 с.

Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. 208 с.

Государственная фармакопея СССР. Общие методы анализа. Лекарственное растительное сырье. М., 1990. С. 364—366.

Игошина Л. Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения Севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 135—223.

Ишбирдин А. Р., Муллагулов Р. Ю., Янтурин С. И. Растительность горного массива Иремель: синтаксономия и вопросы охраны. Уфа, 1996. 109 с.

Ишмуратова М. М. Клональное микроразмножение *Rhodiola iremelica* Boriss. in vitro // Вопросы биотехнологии. Сб. научн. тр. Уфа, 1995а. С. 95—99.

Ишмуратова М. М. Особенности некоторых этапов онтогенеза *Rhodiola iremelica* Boriss. в условиях культуры in vitro и in vivo // VIII Междунар. конф. «Изучение онтогенеза растений природных и культурных флор в ботанических учреждениях Евразии». Киев, 1995б. С. 60—61.

Ишмуратова М. М. Биологические и химические особенности, культура тканей *Rhodiola rosea* L. и *Rhodiola iremelica* Boriss. и возможность их интродукции в Башкортостан (на примере г. Уфы): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 1996а. 20 с.

Ишмуратова М. М. Изучение морфогенеза в культуре ткани *Rhodiola rosea* L. и *Rhodiola iremelica* Boriss. // Анализ и прогнозирование результатов интродукции декоративных и лекарственных растений мировой флоры в ботанические сады: Матер. 2-й Междунар. конф. Минск, 1996б. С. 94—95.

Ишмуратова М. М. Антэкология некоторых видов рода *Rhodiola* L. // IX Междунар. конф. «Изучение онтогенеза растений природных и культурных флор в ботанических учреждениях Евразии». Мукачево, 1997. С. 52—53.

Ишмуратова М. М. Клональное микроразмножение *Rhodiola rosea* L. и *R. iremelica* Boriss. in vitro // Раст. ресурсы. 1998а. Т. 34. Вып. 1. С. 12—23.

Ишмуратова М. М. Сравнительная фармакологическая оценка сырья растений-регенерантов *Rhodiola rosea* L. и *R. iremelica* Boriss., полученных в культуре in vitro, и сырья дикорастущей *R. rosea* // Раст. ресурсы. 1998б. Т. 34. Вып. 2. С. 72—77.

Ишмуратова М. М., Вахмянина Н. В., Лихонос Т. А. Перевод растений-регенерантов *Rhodiola iremelica* Boriss. в почвенные условия культивирования и их генетическая оценка // Тез. докл. Всерос. конф. «Механизмы поддержания биологического разнообразия». Екатеринбург, 1995а. С. 63—64.

Ишмуратова М. М., Герчиков А. Я., Гарифуллина Г. Г., Баширова Р. М. Опыт интродукции родиолы розовой и родиолы иремельской в Ботанический сад г. Уфы и первичная фармакологическая оценка их сырья // Особенности акклиматизации многолетних интродуцентов, накапливающих биологически активные вещества. Сб. статей. Краснодар, 1995б. С. 99—103.

Ишмуратова М. М., Лихонос Т. А. Некоторые особенности адаптации видов р. Родиола к условиям высокогорий // Тез. докл. 2-й Междунар. конф. «Экология и охрана окружающей среды». Пермь, 1995. С. 56—57.

Ишмуратова М. М., Сацыперова И. Ф. Начальные этапы онтогенеза и некоторые биологические особенности развития *Rhodiola rosea* L. и *R. iremelica* Boriss., интродуцированных в Башкирию // Раст. ресурсы. 1998. Т. 34. Вып. 1. С. 3—11.

Котов М. И. Высокогорная флора и растительность Южного Урала // Сов. ботаника. 1947. Т. 15. № 3. С. 145—146.

Кожевников Ю. П. Заметки о родах *Rhodiola* и *Sedum* (*Crassulaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 3. С. 414—423.

Красная книга Башкирской АССР. Уфа, 1987. 212 с.

Краснов Е. А., Куваева В. Б., Хоружая Т. Г. Хемосистематическое исследование видов *Rhodiola* L. // Раст. ресурсы. 1978. Т. 14. Вып. 2. С. 153—160.

Краснов Е. А., Саратиков А. С., Суров Ю. П. Растения сем. Толстянковых. Томск, 1979. 208 с.

Куркин К. А., Запесочная Г. Г., Горбунов Ю. Н. и др. Химическое исследование некоторых видов родов *Rhodiola* L. и *Sedum* L. и вопросы их хемосистематики // Раст. ресурсы. 1986. Т. 22. Вып. 3. С. 310—319.

Кучеров Е. В. Охрана редких лекарственных и дикорастущих растений в высокогорьях Южного Урала (в пределах Башкирии) // Тез. докл. на IX Всесоюз. совещ. по изучению, использованию и охране растительного мира высокогорий. Уфа, 1985. С. 166—167.

Кучеров Е. В., Мулдашев А. А., Галеева А. Х. Охрана редких видов на Южном Урале. М., 1987. 203 с.

Кучеров Е. В., Мулдашев А. А., Галеева А. Х. Ботанические памятники природы Башкирии. Уфа, 1991. 144 с.

Лихонос Т. А., Калашник Н. А. Кариосистематическое изучение некоторых видов рода *Rhodiola* (*Crassulaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 11. С. 107—113.

Мулдашев А. А. Редкие растения высокогорного Южного Урала // Редкие виды растений Южного Урала, их охрана и использование. Уфа, 1985. С. 49—57.

Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1989. 375 с.

Паутова И. А. Онтогенез и возможность интродукции в Санкт-Петербург видов рода *Rhodiola* L., перспективных для использования в пищевой и фармакологической промышленности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1993. 20 с.

Паутова И. А. Основные черты строения листа в роде *Rhodiola* L. // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: Матер. научн. конф. СПб., 1995. С. 67—68.

Петровский В. В. Сем. *Crassulaceae* DC. Толстянковые // Арктическая флора. Л., 1984. Т. 1. Вып. 9. С. 9—18.

Сацыперова И. Ф., Ишмуратова М. М., Авдеева Е. В., Куркин В. А., Запесочная Г. Г. Химический состав корневищ *Rhodiola iremelica* Boriss., интродуцированной в Башкирии // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: Матер. научн. конф. СПб., 1995. С. 166—167.

Фатхиев Ф. Ф., Фатхиева Г. Ф. Фенология родиолы иремельской при интродукции // Бот. исследов. на Урале. Тез. докл. Свердловск, 1990. 113 с.

Фролов Ю. М. Особенности семенного возобновления *Rhodiola rosea* L. на Печорском Урале // Репродуктивная биология растений. Сб. ст. Сыктывкар, 1998. С. 51—64.

Фролов Ю. М., Полетаева И. И. Родиола розовая на европейском Северо-Востоке. Екатеринбург, 1998. 192 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шарафутдинов М. И. Горные тундры массива Иремель (Южный Урал) // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Сб. ст. Свердловск, 1983. С. 110—119.

Шурова Е. А. К флоре горы Иремель (Южный Урал) // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Сб. ст. Свердловск, 1983. С. 62—75.

Ohba H. A revision of the Asiatic species of *Sedoideae* (*Crassulaceae*). Pt 2. *Rhodiola* (subgen. *Rhodiola*, sect. *Rhodiola*) // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, 1981. Sect. 3. Vol. 13. N 2. P. 65—119.

Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture // Physiol. Plant. 1962. Vol. 15. N 13. P. 473—497.

Webb D. A. Crassulaceae DC. // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 350—364.

SUMMARY

Results of the complex investigation of *Rhodiola iremelica*, a species endemic to the Southern Urals, are given. Carried out were population, phytocoenotic, ontogenetic, anatomical and morphological, caryological, chemical, tissue cultural, immune-enzymatic, pharmacological studies. Taxonomic individuality of the species and urgency of increase of the population conservation regime are reasoned.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26+581.9

© Х. Ланге-Берталот[1], С. И. Генкал[2], Н. В. Вехов[3]

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ ПРЕСНОВОДНЫХ *BACILLARIOPHYTA* РОССИЙСКОЙ АРКТИКИ

H. LANGE-BERTALOT, S. I. GENKAL, N. V. VEKHOV. ADDITION TO FLORA OF FRESHWATER *BACILLARIOPHYTA* OF THE RUSSIAN ARCTIC

[1]Botanisches Institut der J. W. Goethe-Universitet, Postfach 111932, D-60054 Frankfurt/Main, Germany
[2]Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru
[3] Российский научно-исследовательский институт культурного и природного наследия
Министерства культуры РФ и РАН (Институт наследия)
129366 Москва, ул. Космонавтов, 2
Окончательный вариант получен 11.12.2001

Приводятся результаты исследования бентоса пресных водоемов в районе пролива Югорский Шар. Выявлено 225 таксонов диатомовых водорослей, новых для российского сектора Арктики и 86 — для России.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, видовой состав, бентос, пресные водоемы, пролив Югорский Шар, острова.

В пресных водоемах островов Земли Франца-Иосифа и Новой Земли известно 298 видов и внутривидовых таксонов диатомовых (Флеров, 1925; Ширшов, 1935; Зауэр, 1963). По имеющимся данным, планктонные виды в них практически отсутствуют. Имеются единичные находки планктонных форм — *Cyclotella antiqua*, *C.comta*, *Stephanodiscus astraea* и *Melosira islandica* subsp. *helvetica*. Флору *Bacillariophyta* составляют преимущественно арктические, северо-альпийские и широко распространенные эвритермные виды. Среди последних много космополитов или видов широко распространенных в северном полушарии. Как наиболее обычные отмечены *Caloneis silicula* var. *alpina*, *Ceratoneis arcus*, *Cymbella stuxbergii*, *C.cistula* var. *arctica*, *Didymosphenia geminata*, *Diploneis arctica*, *Eunotia papilio*, *Meridion circulare*.

Задачей работы было уточнение видового состава *Bacillariophyta* российской Арктики на основе изучения современных материалов.

Материал и методика

Материалом для наших исследований послужили пробы бентоса, собранные одним из авторов (Н. В. Веховым) в 1995 г. во время проведения морской арктической комплексной экспедиции (МАКЭ) на водоемах островов в проливе Югорский Шар (острова Вайгач, Матвеев, Местный и северо-западное побережье Югорского п-ова).

Освобождение панцирей от органической части проводилось методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовались в трансмиссионном (Н-300) и сканирующих (JSM-25S, S-4500) электронных микроскопах.

Результаты и обсуждение

При изучении материалов было выявлено 225 таксонов диатомовых водорослей (210 видов, 25 разновидностей и 5 форм), новых для российского сектора Арктики, из которых 86 (78 видов, 6 разновидностей и 2 формы) являются новыми для России (отмечены знаком «+»).

Achnanthes bioretii Germain (tol), +*A. chlidanos* Hohn et Hellerman (od), *A. clevei* Grunow (eu), *A. daonensis* Lange-Bertalot (o), *A. delicatula* (Kützing) Grunow (hal), +*A. flexella* (Kützing) Brun (o), *A. fragilaroides* Petersen, +*A. helvetica* (Hustedt) Lange-Bertalot (o), +*A. imperfecta* Schimanski, *A. joursacense* Heribaud (o), *A. kryophila* Petersen (o), *A. laevis* Oestrup *laevis* (tol), *A. lanceolata* (Brebisson) Grunov subsp. *frequentissima* Lange-Bertalot var. *frequentissima* (eu), *A. lanceolata* (Brebisson) Grunov subsp. *frequentissima* Lange-Bertalot var. *minor* (Schulz) Lange-Bertalot, *A. lanceolata* subsp. *lanceolata* (tol), *A. marginulata* Grunov (od), *A. petersenii* Hustedt (o), +*A. punctata* Simonsen (hal), *A. pusilla* (Grunov) De Toni (o), *A. subatomoides* (Hustedt) Lange-Bertalot et Archibald, +*A. subsalsa* Petersen (hal).

+*Amphipleura kriegeriana* (Krasske) Hustedt (o), *A. rutilans* (Trentepohl) Cleve (hal).

Amphora coffeaeformis (Agardh) Kützing var. *coffeaeformis* (hal), *A. coffeaeformis* var. *borealis* (Kützing) Cleve (hal), +*A. dusenii* Brun, *A. holsatica* Hustedt (hal), *A. inariensis* Krammer (o).

Asterionella formosa Hassall (tol).

Brachysira zellensis (Grunow) Krammer (o).

Caloneis aemula (Schmidt) Cleve auct., +*C. aerophila* Bock (o), *C. amphisbaena* (Bory) Cleve f. *amphisbaena* (eu), *C. amphisbaena* f. *subsalina* (Donkin) Van der Werff (hal), *C. schumanniana* (Grunow) Cleve (o), *C. silicula* (Ehrenberg) Cleve var. *truncatula* (Grunow) Cleve auct., *C. tenuis* (Gregory) Krammer (o).

Cocconeis placentula Ehrenberg, +*C. scutellum* Ehrenberg f. *minuta* Cleve.

Cyclostephanos dubius (Friske) Round (eu).

Cyclotella pseudostelligera Hustedt (eu).

Cymbella alpina Grunow (oc), *C. aspera* (Ehrenberg) Cleve; +*C. behrei* Foged, +*C. descripta* (Hustedt) Krammer et Lange-Bertalot (o), +*C. designata* Krammer, *C. hebridica* (Grunow) Cleve (od), *C. hybrida* Grunow (oc), +*C. gracillis* auct. part. syn., *C. norvegica* Grunow (o), +*C. obscura* Krasske (o), +*C. paucistriata* Cleve-Euler (o), +*C. proxima* Reimer (tol), +*C. tynnii* Krammer (o).

Diatoma anceps (Ehrenberg) Kirchner, +*D. moniliformis* Kützing (eu), *D. vulgaris* Bory (eu).

Diatomella balfouriana Greville (o).

Diploneis oblongella (Naegeli) Cleve-Euler, *D. parma* Cleve (o), *D. pseudovalis* Hustedt (hal).

Epithemia adnata (Kützing) Brebisson (eu), *E. sorex* Kützing *sorex* (eu).

+*Eunotia arcubus* Norpel et Lange-Bertalot (oc), +*E. bilunaris* (Ehrenberg) Mills (tol), +*E. botuliformis* Wild, Norpel et Lange-Bertalot (od), +*E. crista-galli* Cleve (od), *E. incisa* Gregory (od), *E. praerupta* Ehrenberg var. *bidens* (Ehrenberg) Grunow (od), *E. praerupta* var. *inflata* Grunow (od), *E. praerupta* var. *papilio* (Grunow) Norpel (od), *E. praerupta* var. *praerupta* (od), *E. pseudopectinalis* Hustedt (od), *E. rhynchocephala* Hustedt var. *satelles* Norpel et Lange-Bertalot (od), *E. septentrionalis* Oestrup (od), *E.* sp. 3 Lange-Bertalot et Metzeltin (1996, fig. 17/28—30), *E. sudetica* O. Müller (od).

Fragilaria alpestris Krasske (o), *F. brevistriata* Grunow (tol), *F. capucina* Desmazieres var. *gracilis* (Oestrup) Hustedt (tol), *F. capucina* var. *mesolepta* (Rabenhorst) Rabenhorst (eu), *F. danica* (Kützing) Lange-Bertalot, *F. exiguiformis* Lange-Bertalot (od), +*F. neoelliptica* Witkowski (hal).

+*Frustulia krammeri* Lange-Bertalot et Metzeltin (o), *F. vulgaris* (Thwaites) De Toni (tol).

+*Gomphonema bipunctatum* Krasske (o), +*G. lateripunctatum* Reichardt et Lange-Bertalot (oc), +*G. minutum* (Agardh) Agardh (eu), *G. parvulius* Lange-Bertalot et Reichardt,

G. parvulum Kützing (tol), *G. productum* (Grunow) Lange-Bertalot et Reichardt (o), +*G. sarcophagus* Gregory (tol).

Gyrosigma acuminatum (Kützing) Rabenhorst (eu).

+*Hantzschia amphioxys* (Ehrenberg) Grunow (ae), *H. elongata* (Hantzsch) Grunow (ae), *H. hyperborea* (Grunow) Lange-Bertalot, +*H. vivacior* Lange-Bertalot (ae).

Melosira nummuloides (Dillwyn) Agardh (hal).

Navicula atomus (Kützing) Grunow var. *permitis* (Hustedt) Lange-Bertalot (eu), +*N. bourrellyivera* Lange-Bertalot et Witkowski (hal), +*N. bremensis* Hustedt, *N. cryptocephala* Kützing (eu), +*N. digitoconvergens* Lange-Bertalot (hal), +*N. dissociata* Reichardt (hal), +*N. eidrigiana* Carter, *N. exilis* Kützing (o), +*N. explanata* Hustedt, +*N. gallica* (W. Smith) Lagerstedt var. *gallica*, *N. gallica* var. *perpusilla* (Grunow) Lange-Bertalot, +*N. gandrupii* (Petersen) Krasske, +*N. genustriata* Hustedt (hal), *N. gregaria* Donkin (hal), +*N. hanseatica* Lange-Bertalot et Witkowski (hal), *N. jaagii* Meister (oc), *N. jentzschii* Grunow, +*N. kefvingensis* Ehrenberg (hal), *N. laevissima* Kützing, *N. lapidosa* Krasske (o), *N. libonensis* Schoeman (eu), +*N. lundii* Reichardt, +*N. menisculus* Schumann var. *grunowii* Lange-Bertalot (eu), *N. minuscula* Grunow (tol), *N. mollis* (W. Smith) Cleve (hal), +*N. monoculata* Hustedt (eu), *N. occulta* Krasske, +*N. paludosa* Hustedt (od), +*N. paulschulzii* Witkowski et Lange-Bertalot (hal), *N. pelliculosa* (Brebisson) Hilse (ae), *N. perminuta* Grunow (hal), *N. phyllepta* Kützing (hal), +*N. pseudotenelloides* Krasske, *N. pupula* Kützing (eu), *N. pupula* var. *rectangularis* (Gregory) Cleve (o), +*N. reichardtiana* Lange-Bertalot var. *reichardtiana* (eu), *N. pygmaea* Kützing (eu), *N. salinarum* Grunow (hal), +*N. salinicola* Hustedt (hal), *N. semen* Ehrenberg (o), +*N. soehrensis* Krasske (o), +*N. stroesei* (Oestrup) Cleve-Euler (oc), *N. suchlandtii* Hustedt, *N. tantula* Hustedt, +*N. tenelloides* Hustedt, +*N. trophicatrix* Lange-Bertalot (eu), *N. tuscula* (Ehrenberg) Grunow, +*N. vaneei* Lange-Bertalot (hal), +*N. witkowskii* Lange-Bertalot et Metzeltin (hal).

+*Neidium alpinum* Hustedt (od), *N. ampliatum* (Ehrenberg) Krammer, *N. dubium* (Ehrenberg) Cleve (tol), *N. hitchkockii* (Ehrenberg) Cleve (tol), *N. kozlowii* Mereschkowsky.

Nitzschia acidoclinata Lange-Bertalot (tol), *N. acuminata* (W. Smith) Grunow (hal), +*N. adamata* Hustedt, +*N. alpina* Hustedt (od), *N. amphibia* Grunow (tol), *N. angustata* Grunow (tol), *N. archibaldii* Lange-Bertalot, +*N. bavarica* Hustedt (o), *N. bilobata* Grunow (hal), +*N. diippelii* Grunow (hal), *N. dissipata* (Kützing) Grunow (eu), *N. gracilis* Hantzsch (tol), +*N. homburgiensis* Lange-Bertalot (od), *N. levidensis* (W. Smith) Grunow var. *victoriae* Grunow (hal), +*N. levidensis* var. *salinarum* (Grun.) Lange-Bertalot (hal), *N. linearis* (Agardh) W. Smith (eu), *N. microcephala* Grunow (hal), +*N. modesta* Hustedt (ae), +*N. palustris* Hustedt (o), *N. perminuta* (Grunow) M. Peragallo (tol), *N. plana* W. Smith (hal), *N. pura* Hustedt (tol), +*N. radicula* Hustedt (oc), *N. recta* Hantzsch (tol), *N. sinuata* (Thwaites?) Grunow (tol), *N. sublinearis* Hustedt (tol), *N. tenuis* W. Smith, +*N. terrestris* (Petersen) Hustedt (ae), *N. tubicola* Grunow (hal), +*N. valdestriata* Aleem et Hustedt (ae), *N. vitrea* Norman (hal).

Oestrupia zachariasii (Reichelt) Hustedt.

+*Opephora ceynovae* Witkowski (hal), +*O. olsenii* Moller (hal).

Pinnularia divergens W. Smith var. *elliptica* (Grunow) Cleve, +*P. divergens* var. *ignorata* Krammer, +*P. divergentissima* (Grunow) Cleve var. *martinii* (Krasske) Krammer, +*P. diversa* Oestrup, *P. elegans* (W. Smith) Krammer (hal), +*P. krookiformis* Krammer (hal), +*P. krookii* (Grunow) Clewe (ae), *P. lagerstedtii* (Cleve) Cleve-Euler (ae), +*P. langebertalotii* Krammer (o), +*P. mesolepta* (Ehrenberg) W. Smith var. *gibberula* (Hustedt) Krammer (o), *P. nodosa* (Ehrenberg) W. Smith (o), *P. pulchra* Oestrup, +*P. rupestris* Hantzsch (od), *P. schoenfelderi* Krammer (o), *P. silvatica* Petersen (ae/o), +*P. sinistra* Krammer (o), +*P. subrupestris* Krammer (od), *P. viridiformis* Krammer (o), +*P. woerthensis* (Mayer) Krammer (tol).

Rhopalodia gibba (Ehrenberg) O. Müller var. *parallela* (Grunow) H. et M. Peragallo (o).

Stauroneis gracilis Ehrenberg, +*S. javanica* (Grunow) Cleve f. *lapponica* Hustedt, +*S. javanica* f. *javanica* (od), +*S. lineolata* Ehrenberg, *S. prominula* (Grunow) Hustedt,

S. producta Grunow, *S. salina* W. Smith (hal), *S. siberica* (Grunow) Lange-Bertalot et Krammer (o), +*S. smithii* Grunow var. *sagitta* (Cleve) Hustedt (eu).

Stephanodiscus hantzschii Grunow (eu), *S. makarovae* Genkal (eu), *S. minutulus* (Kützing) Cleve et Moller (eu).

Surirella angusta Kützing (eu), *S. astridae* Hustedt, *S. brebissonii* Krammer et Lange-Bertalot (eu), *S. ovalis* Brebisson (hal), +*S. terricola* Lange-Bertalot et Alles (ae).

Объяснение к используемым символам: ac — аэрофильный; oc — олиготрофные, преимущественно забуференные карбонатами воды; od — олиготрофные или дистрофные слабоминерализованные воды; o — олиготрофные воды разного качества; hal — галофильные; eu — наивысшая жизнеспособность в сильно мезотрофных—эвтрофных водах; tol — толерантный к широкому спектру от олиго- до эвтрофных вод без видимого предпочтения.

Большее число зарегистрированных водорослей хорошо известны для Северного полушария. Особенностью исследованного материала является то, что среди преобладающих пресноводных видов встречаются таксоны, типичные для соленой воды, например, *Amphipleura* (*Berkeleya*) *rutilans* присутствовала в каждой пробе. Это может быть результатом сильных ветров, переносящих живые клетки с морской водой из прибрежной зоны в пресноводные водоемы, где они находят подходящие условия для размножения. Необычно присутствие многих галофильных форм. Разнообразные таксоны *Pinnularia* и даже ацидофильные виды *Eunotia* обычно встречаются вместе с большим числом особей *Navicula slesvicensis*, *N. phyllepta*, *Fragilaria famelica* или *Nitzschia tubicola*. Интересно одновременное присутствие постоянно смешиваемых таксонов *Pinnularia krookii* (Grunov) Cleve и *P. krookiformis* Krammer. Первый характерен для слабоминерализованных олиготрофных пресных вод, в то время как второй обычно является индикатором соленых сильноминерализованных вод (Krammer, 1992).

В исследованном материале преобладали представители класса *Pennatophyceae*. С учетом отмеченных выше литературных (298 видов, разновидностей и форм) и наших данных общее число представителей *Bacillariophyta* в российской Арктике составляет в настоящее время 524 таксона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—89.

Зауэр Л. М. Некоторые данные о диатомовых водорослях о. Хейса (Земля Франца-Иосифа). Вестн. Ленингр. ун-та. 1963. Сер. биол. 4. № 21. С. 27—37.

Флеров Б. К. Пресноводные водоросли Белужьего полуострова на Новой Земле // Тр. плавуч. Московск. научн. ин-та. 1925. Вып. 1. № 12. С. 13—46.

Ширшов П. П. Эколого-географический очерк пресноводных водорослей Новой Земли и Земли Франца-Иосифа // Тр. Аркт. ин-та. Л., 1935. Т. 14. С. 75—158.

Krammer K. Pinnularia, eine Monographie der europäischen Taxa // Bibl. Diatomol. 1992. Vol. 26. 353 S.

SUMMARY

Results of the light and electron microscopic study of the benthos samples from continental waterbodies near the Yugorsky Shar Strait are given. 225 taxa of diatoms new for the Russian Arctic flora and 86 ones new for Russia are found.

УДК 582.29(571.54) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 5

© С. Э. Будаева

ЛИШАЙНИКИ ЗАБАЙКАЛЬСКОГО ПРИРОДНОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА

S. E. BUDAEVA. LICHENS OF THE ZABAIKALSKY NATURAL NATIONAL PARK

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047 Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
Факс (30122) 33-1211
E-mail: ioeb@net.bsk.buryatia.ru
Поступила 15.09.1998
Окончательный вариант получен 19.12.2001

Для Забайкальского природного национального парка приведен 221 вид лишайников, относящихся к 24 семействам, 64 родам. Впервые для п-ова Святой Нос указано 136 видов.
Ключевые слова: лихенофлора, охрана растений, лихеноиндикация, Забайкальский национальный парк, оз. Байкал.

Работа посвящена изучению лишайников Забайкальского природного национального парка (ЗПНП).

Первые сведения о лишайниках п-ова Святой Нос (26 видов) приведены А. Н. Окснером (1926). К. А. Рассадина (1936, 1950) для восточного побережья оз. Байкал указывает 72 вида лишайников. В. Н. Сипливинский (1967), изучая растительность Баргузинского хр. и Чивыркуйских гольцов, отметил 34 вида лишайников. С. Э. Будаева (1995) привела 28 видов лишайников с п-ова Святой Нос. Однако полного списка лишайников территории национального парка раньше не было.

Материал и методика

Исследования лишайников проводились в 1997—1999 гг. маршрутным методом в горно-лесном поясе п-ова Святой Нос, перешейке п-ова Святой Нос и в альпийском поясе Чивыркуйского плато (высота 1600 м над ур. м.)(см. рисунок).

Забайкальский природный национальный парк (ЗПНП)(см. рисунок) основан в 1986 г. и занимает восточное побережье оз. Байкал, охватывая п-ов Святой Нос, Чивыркуйский залив, юго-западную часть Баргузинского хр. и Ушканьи о-ва. Вдоль побережья Чивыркуйского залива по обе стороны (Баргузинский хр. и горное возвышение п-ова Святой Нос) тянется платообразная поверхность низкогорного рельефа с уклоном в сторону залива под углом 2—8° (Иметхенов и др., 1990).

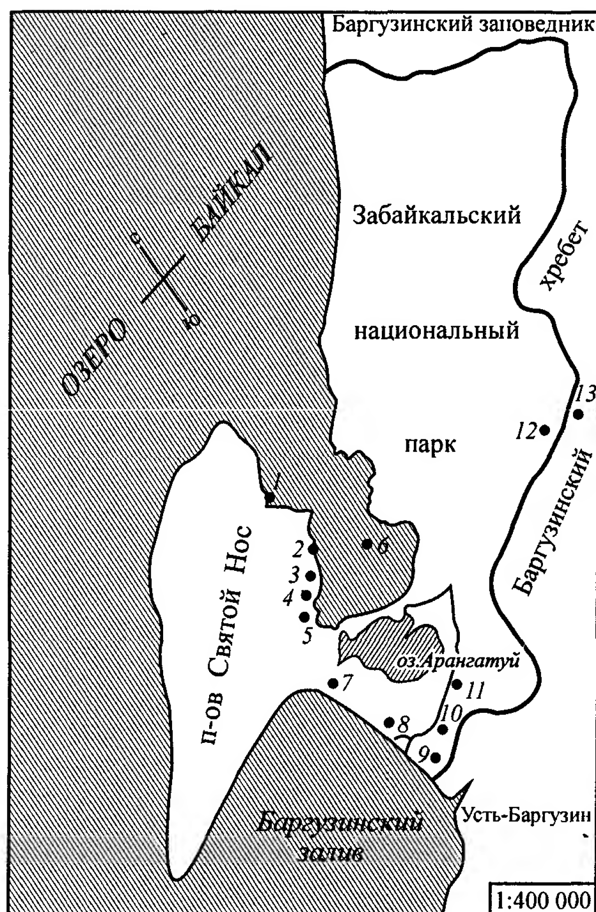
На территории ЗПНП распространены почвы: дерново-таежные кислые, дерново-таежные оподзоленные, буроземы грубогумусные, подбуры типичные тундровые, подзолы иллювиально-малогумусовые и др. Перешеек п-ова Святой Нос сложен аллювиальными и озерными песчаными отложениями и возвышается над уровнем Байкала на 1—2 м (Цыбжитов, 1990).

Климат континентальный с наличием морских черт, формирующихся под влиянием оз. Байкал и окружающих гор, т. е. холодный, но довольно влажный (Ладохин, Цуркан, 1948).

Растительность парка испытывает охлаждающее влияние водной массы Байкала. Здесь распространены разнообразные лесные, тундровые, подгольцовые и ложноподгольцовые комплексы; преимущественное развитие получили сосновые леса, реже лиственничные и кедрово-лиственничные. По береговой полосе оз. Байкал на скалистых обнажениях побережья и в альпийском поясе широко распространены заросли кедрового стланика с напочвенным покровом из шикши, толокнянки, брусники, лишайников (Моложников, 1986; Иметхенов, Тулохонов, 1992).

Горный рельеф местности и связанные с ним изменения климатических и почвенных условий определяют вертикальную поясность растительности. В исследуемом районе выделяется 3 вертикальных пояса: горно-лесной, субальпийский и альпийский (Тюлина, 1954, 1976, 1981; Сипливинский, 1967; Моложников, 1986).

Выбор пробных площадей и геоботанические описания растительности проводили по стандартной методике. При сборе и определении лишайников руководствовались работой А. В. Домбровской и Р. Н. Шлякова (1967). Пробные площади закладывали в сосновых, сосново-лиственничных, березовых лесах в разных экотопах, на склонах



Карта-схема маршрутных исследований лишайников на территории Забайкальского природного национального парка.

1—13 — пункты сбора материала (пояснения в тексте).

гор и побережье оз. Байкал. Лишайники собирали вместе с субстратом с деревьев, кустарников, напочвенного покрова, валежин, пней, камней.

Материалы получены из следующих пунктов (см. рисунок): *1* — бухта Змеиная, *2* — склоны гор в окр. пос. Курбулик, *3* — склоны гор в окр. пос. Катунь, *4* — урочище Монахово, *5* — гора Голая, *6* — о-в Бакланий, *7* — урочище Ельзиха, *8* — перешеек п-ова Святой Нос, *9* — окр. пос. Усть-Баргузин, *10* — окр. Бармашовых озер, *11* — окр. оз. Арангатуй, *12* — Чивыркуйское плато, *13* — падь Банная в окр. пос. Баргузин (литературные данные).

Собрано свыше 1000 образцов лишайников. Определения лишайников проводились автором в Институте общей и экспериментальной биологии СО РАН (ИОЭБ СО РАН), некоторых видов — в Ботаническом ин-те им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (С.-Петербург). Гербарные образцы хранятся в Лаборатории флористики и геоботаники, секторе флористики и экологии растительных ресурсов ИОЭБ СО РАН. Номенклатура дана в соответствии с работой R. Santesson (1993).

Результаты и обсуждение

В результате исследований выявлен 221 вид лишайников (цифра в скобках соответствует пункту сбора).

Alectoria nigricans (Ach.) Nyl. (12), на камнях. *A. ochroleuca* (Hoffm.) A. Massal. (8, 12, 13), на почве. *Arctoparmelia centrifuga* (L.) Hale (4), на камнях. *Asahinea chrysantha* (Tuck.) W. Culb. et C. Culb (12) (Рассадина, 1936). *A. scholanderi* (Llano) W. Culb. et C. Culb (12), на скалах, валунах. *Aspicilia cinerea* (L.) Körb. (6), на скалах горы. *A. transbaicalica* Oxn. (6), на валунах каменистой россыпи побережья оз. Байкал. *Baeomyces placophyllus* Ach. (12), на почве. *B. rufus* (Huds.) Rebent. (12), на почве. *Biatora vernalis* (L.) Fr. (4), на валежинах. *Bryocaulon divergens* (Ach.) Kärnefelt (12). *Bryoria chalybeiformis* (L.) Brodo et D. Hawksw. (3), на склонах гор, сосняк рододендроново-зеленомошный, на ветвях сосны. *B. furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw. Там же. *B. fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. Там же. *B. implexa* (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw. Там же. *B. lanestris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw. Там же. *B. nitidula* (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw. (12) (Рассадина, 1936). *B. simpilicior* (Vain.) Brodo et D. Hawksw. (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, на стволах и ветвях пихты; (2), сосняк бруснично-зеленомошный, на ветвях кедра. *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd. (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, на стволах и ветвях пихты; (13). *B. punctata* (Hoffm.) A. Massal. (4), сосново-березовый лес, в основании стволов березы. *B. schaereri* De Not. (5), кедрово-сосново-пихтовый лес, на основаниях кедра. *Calicium abietinum* Pers. (2), на склонах гор, сосняк бруснично-зеленомошный, в основаниях стволов сосны. *C. trabinellum* (Ach.) Ach. Там же. *Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. (2, 3, 10), в сосново-березовых лесах на стволах березы. *C. ferruinea* (Huds.) Th. Fr. (4), скалистая гора, на скалах. *C. holocarpa* (Hoffm. ex Ach.) Wade (4), сосново-лиственничный лес, на осине. *Candelaria concolor* (Dicks.) Stein (4), склон горы, на скалах. *Candelariella arctica* (Körb.) R. Sant. Там же. *C. aurella* (Hoffm.) Zahlbr (4), березовый лес, на своласх черемухи. *C. vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg. (4), березовый лес на стволах осины. *Catinaria atropurpurea* (Schaer.) Vězda et Poelt (2), сосняк бруснично-зеленомошный, на ветвях кедра. *Cetraria chlorophylla* (Willd.) Vain. (8), заросли кедрового стланика на песках береговой полосы оз. Байкал; (13). *C. commixta* (Nyl.) Th. Fr. (4, 12), на скалах и камнях. *C. cucullata* (Bellardi) Ach. (8), заросли кедрового стланика, на песках береговой полосы оз. Байкал; (12, 13). *C. ericetorum* Opiz (12) (Рассадина, 1950). *C. islandica* (L.) Ach. (2, 3, 12), мохово-лишайниковая тундра, заросли кедрового стланика. *C. laevigata* Rassad. (7, 10, 12), сосняк бруснично-зеленомошный, заросли кедрового стланика. *C. nivalis* (L.) Ach. (7, 12), заросли кедрового стланика, мохово-лишайниковая тундра. *Cetrariella delisei* (Bory ex Schaer.) Kärnefelt et Thell (12), на почве. *Chaenotheca chrysocephala* (Turner ex Ach.) Th. Fr. (4), сосново-березовый лес, основание ствола сосны. *Chrysothrix chlorina* (Ach.) J. R. Laundon (6, 12), на валунах каменистой россыпи. *Cladonia amaurocraea* (Flörke) Schaer. (2), сосняк бруснично-зеленомошный, на почве; (13). *C. arbuscula* (Wallr.) Flot. (2), сосняк бруснично-зеленомошный, на почве. *C. bacilliformis* (Nyl.) Gluck. (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, основание ствола сосны. *C. bellidiflora* (Ach.) Schaer. (12), на замшелых валунах. *C. botrytes* (K. G. Hagen) Willd. (4), березовый лес, на пнях; (8), заросли кедрового стланика, на ветвях кедрового стланика. *C. carneola* (Fr.) Fr. (5, 7), в лиственнично-березовых лесах, на валежнике. *C. cenotea* (Ach.) Schaer. (3), сосняк рододендроново-зеленомошный, основание ствола сосны; (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, на валежнике; (13). *C. cervicornis* (Ach.) Flot. (3), сосняк бруснично-зеленомошный, на почве; (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, в основании ствола пихты. *C. chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng. (4, 13), сосново-березовый лес, на валежнике. *C. coccifera* (L.) Willd. (4), сосново-березовый лес, на валежнике; (12), заросли кедрового стланика, на почве. *C. coniocraea* (Flörke) Spreng. (10), сосново-лиственничный лес, на валежинах. *C. cornuta* (L.) Hoffm. (3), сосняк бруснично-зеленомошный, на почве, валежнике; (4), березовый лес, на пнях; (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, на валежнике. *C. crispata* (Ach.) Flot. (2), сосняк ольховнико-рододендроновый, на почве. *C. cyanipes* (Sommerf.) Nyl. (4), сосново-березовый лес, на почве. *C. decorticata* (Flörke) Spreng. (2), сосняк ольховниково-рододендроновый, на почве. *C. deformis* (L.) Hoffm. (4), сосново-лиственничный лес, в основании ствола лиственницы; (4), болото, на пнях. *C. digitata* (L.) Hoffm. (2, 12), сосняк бруснично-зеленомошный, на почве. *C. fimbriata* (L.) Fr. (4, 8, 10, 11), сосново-березовый лес, на почве. *C. gracilis* (L.) Willd. (2, 3), сосняк бруснично-зеленомошный; (11, 13), сосново-кедрово-пихтовый лес, на валежнике, пнях. *C. incrassata* Flörke (4), сосново-березовый лес, на почве. *C. kanewski* Oxn. — п-ов Святой Нос (Окснер, 1926); (9, 10), в сосняках бруснично-зеленомошных, на почве. *C. macilenta* Hoffm. (3), сосняк бруснично-зеленомошный, на вывороченных корнях. *C. macrophylla* (Schaer.) Stenh. (12), на замшелых валунах. *C. ochrochlora* Flörke (4), сосново-березовый лес, на валежнике. *C. phyllophora* Hoffm. (2, 13), сосняк бруснично-зеленомошный, на почве. *C. pleurota* (Flörke) Schaer. (4), березовый лес, на пнях и валежинах; (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, в основании ствола сосен. *C. portenthosa* (Dufour) Coem. (12), на замшелых валунах. *C. pyxidata* (L.) Hoffm. (4, 13), сосново-березовый лес, на почве. *C. rangiferina* (L.) Weber ex Wigg. (2, 13), сосняк ольховниково-рододендроновый, на почве. *C. rei* Schaer (3), сосняк бруснично-зеленомошный, на валежнике. *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda (2), сосняк бруснично-зеленомошный, на почве; (8, 13), заросли кедрового стланика, на почве. *C. subulata* (L.) Weber ex F. H. Wigg. (2, 13), сосняк бруснично-зеленомошный, на почве. *C. turgida* Hoffm. (12), на почве. *C. uncialis* (L.) Weber ex F. H. Wigg. (12, 13), заросли кедрового стланика, на почве. *Collema nigrescens* (Huds.) DC (13). *Cornicularia odontella* (Ach.) Rohl. (12), на камнях. *Cybebe gracilenta* (Ach.) Tibell (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, основание ствола сосны. *Cyphelium karelicum* (Vain) Räsänen (2), сосново-лиственничный лес, основание ствола лиственницы. *Dactylina arctica* (Richards) Nyl. (12) (Рассадина, 1936). *Dermatocarpon miniatum* (L.) W. Mann (6), на камнях. *Dimelaena oreina* (Ach.) Norman (4), на камнях. *Diploschistes scruposus* (Schreb.) Norm. (2), сосняк ольховниково-рододендроновый, на сосне. *Evernia esorediosa* (Müll.

Arg.) DR (4), сосново-лиственничный лес, на ветвях лиственницы. *E. divaricata* (L.) Ach. (3, 4), сосново-лиственничный лес, на стволах сосен. *E. mesomorpha* Nyl. (2, 13), сосняк ольховниково-рододендроновый, в основаниях стволов и на стволах сосны, на ветвях рододендрона. *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale (4), березовый лес, на стволах берез. *Flavopunctelia soredica* (L.) Ach. (*Parmelia ullophyllodes* (Vain.) Savicz) (2, 3, 4), сосняк бруснично-лишайниковый, на соснах. *Graphis scripta* (L.) Ach. (11, 13), сосново-кедрово-пихтовый лес, на валежнике и в основаниях стволов пихты. *Heterodermia speciosa* (Wulfen in Jacq.) Trevis (4, 13), сосново-лиственничный лес, основание березы; (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, в основании ствола березы. *Hypocenomyce scalaris* (Ach.) M. Choisy (2), сосново-лиственничный лес, основание ствола сосны. *Hypogymnia austeroides* (Nyl.) Rasanen (2), сосняк бруснично-зеленомошный, на стволе сосны; (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, в основании стволов сосны, березы. *H. bitteri* (Lynge) Ahti (3), сосняк рододендроново-зеленомошный, в основании стволов сосны; (4), сосново-лиственничный лес, в основании стволов лиственниц, сосны, березовый лес, на стволах берез; (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, в основании стволов сосны. *H. farinacea* Zopf (2), сосняк бруснично-зеленомошный, основание ствола сосны. *H. physodes* (L.) Nyl. (2, 3), сосняки бруснично-зеленомошные, на стволах и основаниях сосен; (4), березовый лес, на пнях; (8), заросли кедрового стланика, на ветвях кедрового стланика; (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, на стволах сосны, кедра, березы, пихты, валежника, пнях. *H. tubulosa* (Schaer.) Hav. (11), сосново-кедрово-пихтовый лес в основаниях стволов сосны. *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr. (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, на валежнике. *Imshaugia aleurites* (Ach.) Meyer (3), сосняк рододендроново-зеленомошный, в основаниях стволов сосен; (8), заросли кедрового стланика, на стелющихся ветвях кедрового стланика. *Lasallia pensylvanica* (Hoffm.) Llano (12), на валунах, останцах. *L. pertusa* (Rassad.) Llano. Там же. *L. pustulata* (L.) Mérat. Там же. *Lecanora allophana* Nyl. (13) (Рассадина, 1936). *L.campestris* (Schaer.) Hue (4), каменистая стена, на скалах. *L. fuscescens* (Sommerf.) Nyl. (4), на стволах сосны. *L. frustulosa* (Dicks.) Ach. (4), на валунах. *L. gangaleoides* Nyl. Там же. *L. pulicaris* (Pers.) Ach. (8), заросли кедрового стланика, на стелющихся ветвях кедрового стланика. *L. symmicta* (Ach.) Ach. (4), березовый лес, на пнях; (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, на валежнике, стволах пихты, березы. *Lecidea lapicida* (Ach.) Ach. (4), каменистая стена, на скалах. *Leptogium cyanescens* (Rabh.) Körb. (13). *L. saturninum* (Dicks.) Nyl. (11), на стволах пихты. *Lepraria incana* (L.) Ach. (4), на стволах сосны, лиственницы. *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, на ветвях пихты. *L. retigera* (Bory) Trevis. (12) (Будаева, 1995). *Masonhalea richardsonii* (Hook.) Karnef. (12) (Сипливинский, 1967; Будаева, 1995). *Melanelia elegantula* (Zahlbr.) Essl. (4), березовый лес, на стволах березы. *M. exasperatula* (Nyl.) Essl. Там же. *M. infumata* (Nyl.) Essl. (12), на камнях. *M. olivacea* (L.) Essl. (2, 13), сосняк бруснично-зеленомошный, на стволах берез, ветвях рододендрона. *M. panniformis* (Nyl.) Essl. (4), отвесная, каменистая стена, на скалах. *M. septentrionalis* (Lynge) Essl. (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, основание стволов пихты. *M.stygia* (L.) Essl. (4), склон горы, на камнях. *M. tominii* (Oxner) Essl. (4), отвесная каменистая стена, на валунах. *Microthelia micula* Flot. ex Körb. (1), сосново-березовый лес, в основании стволов березы. *Mycoblastus sanguinarius* (L.) Norman (11, 13), сосново-кедрово-пихтовый лес, в основаниях стволов берез, пихты, на валежинах. *Neofuscelia pulla* (Ach.) Essl. (12), на останцах. *Nephroma arcticum* (L.) Torss. (12, 13), на почве. *N. helveticum* Ach. (13). *Nephroma parile* (Ach.) Ach. (4), каменистая россыпь, на валунах. *Nephromopsis laureri* (Krempelh.) Kurok. (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, на стволах берез. *Ochrolechia upsalensis* (L.) A. Massal. (12) (Рассадина, 1950). *Opegrapha atra* Pers. (4), сосново-лиственничный лес, на стволах берез. *O. varia* Pers. (4), на березах. *Ophioparma ventosa* (L.) Norman (4), каменистые горы, на скалах. *Parmelia fraudans* (Nyl.) Nyl. Там же, на валунах. *P. divaricata* (Del.) Rassad. (4), сосново-березовый лес, на стволах берез. *P. omphalodes* (L.) Ach. (4), каменистые горы, на скалах; (12), на валунах. *P. saxatilis* (L.) Ach. Там же. *P. sulcata* Taylor (11, 13), сосново-кедрово-пихтовый лес, на стволах пихты, березы, сосны, кедра, на валежинах. *Parmelina tiliacea* (Hoffm.) Hale (4), скалы, на камнях. *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl. (2, 3), сосново-березовый лес, на стволах берез, сосен; (4, 13), березовый лес, на пнях, валежинах, стволах берез, черемухи, рододендрона; (8), заросли кедрового стланика, на стелющихся ветвях кедрового стланика. *P. hyperopta* (Ach.) Arnold (4), березовый лес, на стволах берез, валежинах. *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. (2), сосняк бруснично-зеленомошный, на почве. *P. canina* (L.) Willd. (2), сосняк бруснично-зеленомошный, на почве. *P. collina* (Ach.) Schrad. (2, 13), сосняк бруснично-зеленомошный, на почве. *P. horizontalis* (L.) Hoffm. (13). *P. didactyla* (With.) Laundon (3), сосняк рододендроново-зеленомошный, на валежнике. *P. lepidophora* (Nyl. ex Vain.) Bitter (9, 13), сосновый лес, на почве. *P. leucophlebia* (Nyl.) Gyeln (4), на почве. *P. malacea* (Ach.) Funck. (4, 13), березовый лес, на валежинах; (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, на почве. *P. mauritzii* Gyeln. (3), сосняк рододендроново-зеленомошный, на почве. *P. membranacea* (Ach.) Nyl. (2), сосняк бруснично-зеленомошный, на почве; (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, на валежинах. *P. neckeri* Hepp ex Müll. Arg. (3), сосняк рододендроново-зеленомошный, на почве. *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm. (2), сосняк бруснично-зеленомошный, на почве. *P. rufescens* (Weis.) Humb. (3, 13), сосняк рододендроново-зеленомошный, вывороченный корень; (8), заросли кедрового стланика, на песках. *P. scabrosa* Th. Fr. (12), заросли кедрового стланика, на почве. *P. venosa* (L.) Hoffm. (4), сосново-березовый лес, на почве. *Peltula obscurans* Gyeln. (4), каменистые стены, на скалах. *Pertusaria amara* (Ach.) Nyl. (11), сосново-лиственничный лес, в основании ствола сосны. *P. pertusa* (Weigel) Tuck. (12), на валунах каменистой россыпи. *Phaeocalicium populneum* (Brond. ex Duby) Schmidt (4), сосново-березовый лес, в основании ствола березы. *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg. (4), березовый лес, на стволах осин. *P. nigricans* (Flörke) Moberg (4), склон горы, на валунах. *P. orbicularis* (Neck.) Moberg. Там же. *P. sciastra* (Ach.) Moberg. Там же. *Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fürnr. (4), березовый лес, на стволах берез. *P. caesia* (Hoffm.) Fürnr. (4), склон горы, на валунах. *P. dimidata* (Arnold) Nyl. (4), на камнях. *P. dubia* (Hoffm.) Lettau. Там же. *P. stellaris* (L.) Nyl. (4), березовый лес, на стволах осины, березы. *P. tribacia* (Ach.) Nyl. (4), березовый лес, основание ствола березы. *Physconia distorta* (With.) J. R. Laundon (4),

сосново-лиственничный лес, на стволах и ветвях осины. *P. grisea* (Lam.) Poelt (4), склон горы, на валунах. *P. muscigena* (Ach.) Poelt (6, 12), на валунах. *Protoparmelia badia* (Hoffm.) Hafellner (4, 12), склон горы, на скалах. *Ramalina capitata* (Ach.) Nyl. (4), на камнях. *R. dilacerata* (Hoffm.) Hoffm. (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, на ветвях и стволах пихты. *R. roesleri* (Hochst. ex Schaer.) Hue (4), отвесная каменистая стена, на скалах. *R. thrausta* (Ach.) Nyl. (13). *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. (4, 12), на скалах. *R. lecanorinum* Anders (4), на скалах. *Rhizoplaca chryzoleuca* (Sm.) Zopf (12), на останцах. *R. melanophthalma* (DC.) Leuckert et Poelt (4), склон горы, на скалах. *Rinodina archaea* (Ach.) Arnold (4), сосново-лиственничный лес, основание лиственницы. *R. septentrionalis* Malme (11), на стволах и ветвях пихты. *R. sophodes* (Ach.) Massal (2, 10, 13), сосняк бруснично-зеленомошный, на стволах берез. *Solorina crocea* (L.) Ach. (12) (Сипливинский, 1967). *Squamarina lentigera* (Weber) Poelt (4), гористый склон, на скалах. *Stereocaulon alpinum* Laurer (12) (Будаева, 1995). *S. condensatum* Hoffm. (2), сосняк ольховниково-рододендроновый, на почве. *S. incrustatum* Flörke (3), сосняк рододендроново-зеленомошный, на почве. *S. paschale* (L.) Hoffm. (2, 13), сосняк бруснично-зеленомошный, на почве. *S. tomentosum* Fr. (4), на почве. *S. vesuvianum* Pers. (4, 13), сосновый лес, на почве. *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Schaer. (12) (Рассадина, 1936). *Tephromella atra* (Huds.) Hafellner (12), на валунах. *Tuckermannopsis ciliaris* (Ach.) Gyeln. (2, 3, 4, 5), сосняк бруснично-зеленомошный, на ветвях и стволах березы, сосны, лиственницы. *T. sepincola* (Ehrh.) Hale (8), заросли кедрового стланика, на ветвях кедрового стланика. *Umbilicaria caroliniana* Tuck. (12), на валунах, останцах. *U. crustulosa* (Ach.) Frey (12), на валунах, останцах. *U. cylindrica* (L.) Delise ex Duby (12), на валунах, останцах. *U. decussata* (Vill.) Zahlbr. (12), на валунах, останцах. *U. deusta* (L.) Baumg. (4), на скалах и камнях. *Usnea fragilescens* Hav. ex Lynge (2), склоны гор, сосняк бруснично-зеленомошный, на стволах сосны; (3), сосняк рододендроново-зеленомошный, на ветвях рододендрона. *U. glabrata* (Ach.) Vain. (3), сосняк бруснично-зеленомошный, на стволах сосен. *U. glabrescens* (Nyl. ex Vain.) Vain. (3), сосняк рододендроново-зеленомошный, на стволах и ветвях сосны. *U. hirta* (L.) Weber ex F. H. Wigg. — п-ов Святой Нос (Окснер, 1926); (2, 3), сосновые и лиственничные леса, на стволах сосен и лиственниц. *U. lapponica* Vain. (3), сосняк рододендроново-зеленомошный, на стволах и ветвях сосен. *U. longissima* Ach. — п-ов Святой Нос, пихтарник, на ветвях пихты (Будаева, 1995). *U. scabrata* Nyl. (13). *U. subfloridana* Stirt. (3), сосняк рододендроново-зеленомошный, на стволах и ветвях сосны; (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, на стволах пихты. *U. substellaris* Mot. (4), сосново-березовый лес, на стволах берез. *Vulpicida pinastri* (Scop.) J. E. Mattsson et M. J. Lai (4), сосново-березовый лес, на стволах берез, сосен, на валежинах; (8), заросли кедрового стланика, на ветвях кедрового стланика; (11), сосново-кедрово-пихтовый лес, на стволах сосен, берез, на валежинах. *V. tilessii* (Ach.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai (12) (Рассадина, 1936). *Xanthoparmelia camchadalis* (Ach.) Hale (4), на почве. *X. conspersa* (Ach.) Hale (4), склон горы, на скалах; (12), на валунах, останцах. *X. somloënsis* (Gyeln.) Hale (4), склон горы, на скалах. *Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr. (4), на стволе березы. *X. elegans* (Link) Th. Fr. (4), склоны гор, отвесная каменистая стена, на скалах. *X. fallax* (Hepp) Arnold (11), на осинах. *X. parietina* (L.) Th. Fr. Там же.

Выявленные виды лишайников относятся к 24 семействам и 64 родам. Наибольшим числом видов представлены семейства: *Cladoniaceae* (34 вида), *Parmeliaceae* (66), *Peltigeraceae* (15), *Physciaceae* (21). Наиболее крупные роды: *Cladonia* (34 вида), *Peltigera* (14), *Usnea* (9), *Melanelia* (8), *Lecanora* (7).

Лишайники ЗПНП по характеру и особенностям субстрата, на котором они обитают, разделены на 4 экологические группы: эпигейные, эпифитные, эпиксильные и эпилитные.

Эпигейные лишайники: На побережье Чивыркуйского залива оз. Байкал в урочище Монахово, на горе Голой, в бухте Змеиной на склонах гор широко распространены сосново-лиственничные, сосново-березовые леса. Подлесок образуют *Rhododendron dauricum* L., *Rosa acicularis* Lindley. Напочвенный покров образуют травы, мхи, лишайники. Из лишайников на почве обильно растут кустистые виды: *Cladonia stellaris*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. amaurocraea*, *C. gracilis*, *C. cornuta*, *C. fiimbriata* и др. На склонах гор в окрестностях поселков Катунь и Курбулик произрастают сосняки рододендроново-брусничные, сосняки бруснично-зеленомошные, сосняки сухие. На почве из лишайников произрастают *Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. stellaris*, *Peltigera malacea*, *P. aphthosa*, *P. canina*, *Stereocaulon paschale* и др. Проективное покрытие лишайников составляет 60—70 %. Высота кустистых лишайников достигает 5—6, иногда 11—12 см. В окр. Бармашовых озер, пос. Усть-Баргузин в сосняках рододендроново-брусничных на почве часто произрастают лишайники *Cladonia cervicornis*, *C. cornuta*, *Peltigera didactyla*, *P. aphthosa*, *P. malacea* и др. Видовое разнообразие эпигейных лишайников в сосняках бруснично-зеленомошных составляет 42 вида.

Сплошной покров образуют мхи и лишайники на Чивыркуйском плато. Во влажных местообитаниях произрастают *Cetraria islandica*, *C. nivalis*, *C. cucullata*, *Thamnolia vermicularis*, *Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. gracilis*, *C. cornuta*,

C. uncialis, *Alectoria ochroleuca*. Видовое разнообразие эпигейных лишайников в альпийском поясе составляет 41.

На перешейке п-ова Святой Нос на песчаной береговой полосе Чивыркуйского залива в зарослях кедрового стланика напочвенный покров образуют *Empetrum nigrum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.), Spreng., мхи и лишайники. Из лишайников среди кустарничков и мхов произрастают *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Cladonia rangiferina*, *C. stellaris*. Под пологом стелющихся ветвей кедрового стланика обитают *Cladonia cornuta*, *C. gracilis*, *C. amaurocraea*, *Peltigera rufescens*, *P. scabrosa*.

Эпифитные лишайники. На побережье оз. Байкал в урочище Монахово, на о-ве Бакланий в сосново-березовых, сосново-лиственничных, березовых лесах широко распространены эпифитные лишайники. В основаниях стволов древесных пород лиственницы, сосны, березы часто поселяются листоватые лишайники *Hypogymnia physodes*, *H. bitteri*, *Parmelia sulcata*, *Parmeliopsis ambigua*, *Imishaugia aleurites*, *Vulpicida pinastri*, *Melanelia olivacea*. Эти же виды поселяются на стволах, ветвях, кронах деревьев. На ветвях часто встречаются кустистые виды лишайников *Ramalina dilacerata*, *Evernia mesomorpha*, виды рода *Usnea*. В окрестностях поселков Катунь, Курбулик на склонах гор в сосняках рододендроново-зеленомошных, сосняках бруснично-зеленомошных на ветвях и стволах деревьев обильно растут кустистые лишайники: *Usnea hirta*, *U. substellaris*, *U. glabrescens*, *Bryoria furcellata*, *B. simplicior*, *B. implexa* и др.

В окрестностях Арангатуйских озер в сосново-кедрово-пихтовых лесах стволы деревьев обильно покрыты лишайниками. В основаниях стволов берез обильны накипные лишайники *Mycoblastus sanguinarius*, *Buellia disciformis*, *Biatora vernalis*, кроме того, листоватые лишайники *Hypogymnia physodes*, *H. farinaceae*, *Nephromopsis laureri*, *Parmelia sulcata* и др. В основании гладких стволов пихты произрастают накипные виды: *Graphis scripta*, *Lecanora symmicta*, *Buellia disciformis* и др. На береговой полосе оз. Байкал преобладают сосновые, сосново-лиственничные леса, с удалением от озера появляются таежные древесные породы: кедры, пихты, ели, образующие темнохвойную тайгу, меняется и видовой состав эпифитных лишайников. *Graphis scripta* ранее нами отмечался на пихтах и осинах в долине Большой Речки в 36 км от берега Байкала в Баргузинском заповеднике, долине р. Джирга, в верховьях р. Баргузин в Джергинском заповеднике, долине р. Мишихи в Байкальском заповеднике (Будаева, 1989, 1995, 1996). Виды рода *Nephroma*, *Lobaria pulmonaria*, *Leptogium saturninum*, *Graphis scripta* нами отмечались в долине р. Гремячая на стволах пихты, ели, валежнике в кедрово-пихтовых лесах при подъеме на Чивыркуйское плато летом 1998 г.

По берегам Бармашовых озер в местах отдыха населения имеются многочисленные кострища, вблизи которых на деревьях отсутствуют эпифитные лишайники. У отмеченных на стволах некоторых деревьев (березах) *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes* наблюдаются повреждения слоевищ: отсутствие соралей, наличие некротических пятен, изменение цвета слоевища (потемнение), отсутствие верхней коры слоевищ.

Эпифитные лишайники сильно развиты в окрестностях Бармашовых озер. Здесь обильны виды рода *Usnea*, виды *Evernia mesomorpha*, *Parmelia sulcata*, *Melanelia olivacea*, *Hypogymnia physodes*, *H. bitteri*, кроме того, постоянно отмечаются *Vulpicida pinastri*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*.

На Чивыркуйском плато в зарослях кедрового стланика и на побережье оз. Байкал на перешейке п-ова Святой Нос ветви кедрового стланика обильно покрыты листоватыми и накипными лишайниками *Parmelia sulcata*, *Imschaugia aleurites*, *Vulpicida pinastri*, *Tuckermannopsis sepincola*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora pulicaris* и др. Все эти виды произрастают в альпийском поясе на стелющихся ветвях кедрового стланика, карликовых березках.

На перешейке п-ова Святой Нос, в урочище Ельзиха на береговой полосе Баргузинского залива стелющиеся ветви кедрового стланика обильно покрыты ли-

шайниками *Imschaugia aleurites*, *Vulpicida pinastri*, *Hypogymnia physodes*, *H. bitteri*, *Parmelia sulcata*, *Lecanora pulicaris*, *Tuckermannopsis sepincola* и др. Все эти виды произрастают в альпийском поясе на Чивыркуйском плато на стелющихся ветвях кедрового стланика, карликовых березках.

Видовое разнообразие эпифитных лишайников на древесных породах составляют 25—38 видов: на соснах — 38, пихте — 30 видов, березе — 34, кедре — 27, лиственнице — 29, осине — 27.

Эпиксильные лишайники. В горно-лесном поясе во всех типах леса разлагающиеся и гниющие пни, валежник обильно покрыты кустистыми, листоватыми и накипными лишайниками родов *Cladonia* (*C. deformis*, *C. cenotea*, *C. cornuta*, *C. bacillaris*, *C. bacilliformis*, *C. botrytes*), *Parmelia* (*P. sulcata*), *Hypogymnia* (*H. physodes*, *H. bitteri*, *H. farinaceae*), *Biatora* (*B. vernalis*). В окрестностях оз. Арангатуй в сосново-кедрово-пихтовом лесу на валежинах и пнях часто встречаются накипные лишайники *Icmadophila ericetorum*, *Biatora vernalis*, листоватые лишайники *Hypogymnia physodes*, *Parmeliopsis ambigua* и др. Видовое разнообразие эпиксильных лишайников составляют 69 видов.

Эпилитные лишайники. В урочище Монахово у береговой полосы Чивыркуйского залива оз. Байкал обрывистые каменистые стены покрыты лишайниками *Candelaria concolor*, *Xanthoria elegans*, *Parmelina tiliacea*, *Candelariella aurella*, *Rhizoplaca melanophthalma*. На каменистых выходах отмечены *Melanellia panniformis*, *M. stygia*, *M. tominii*, *Peltula obscurans*, *Ophioparma ventosa* и другие виды. В альпийском поясе на Чивыркуйском плато каменистые останцы обильно покрыты лишайниками родов *Umbilicaria* (*U. proboscidea*, *U. cylindrica*, *U. decussata*, *U. caroliniana*), *Lasallia* (*L. pensylvanica*, *L. pertusa*, *L. pustulata*), видами *Asahinea chrysantha*, *Neoluscella pulla*, *Parmelia saxatilis*, *P. omphalodes*, *Rhizocarpon geographicum* и др. На валунах и скалах береговой полосы о-ва Бакланий произрастают *Physcia caesia*, *Parmelia saxatilis*, *Dermatocarpon miniatum*, *Candelaria concolor* и другие виды.

Всего на скалах, валунах урочища Монахово отмечаются 36 видов лишайников. Многие лишайники скал береговой полосы Байкала, такие как *Ophioparma ventosa*, *Melanelia tominii*, *Candelariella vitellina*, *Candelaria concolor*, встречаются на валунах и останцах Чивыркуйского плато. В гольцах Чивыркуйского плато на валунах и останцах видовое разнообразие эпилитных лишайников составляет 33 вида.

Благодарности

Автор выражает благодарность за помощь в определении лишайников и за консультации Н. С. Голубковой, И. И. Макаровой, О. А. Катениной (БИН РАН); за помощь в сборе материала Д. Б. Тубшиновой, Г.-Д. Л. Цыдыпову (ИОЭБ СО РАН).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-96164).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Будаева С. Э. Лишайники лесов Забайкалья. Новосибирск, 1989. 105 с.

Будаева С. Э. Материалы к флоре лишайников Бурятии // Новости систематики низших растений. СПб., 1995. Т. 30. С. 43—48.

Будаева С. Э. Лишайники заповедника «Джергинский» // Состояние и проблемы особо охраняемых природных территорий Байкальского региона. Улан-Удэ, 1996. С. 37—41.

Домбровская А. В., Шляков Р. Н. Лишайники и мхи севера европейской части СССР. Краткий определитель. Л., 1967. 182 с.

Иметхенов А. Б., Бойков Т. Г., Цыбжитов Ц. Х. и др. // Природа Забайкальского национального парка. Улан-Удэ, 1990. 191 с.

Иметхенов А. Б., Тулохонов А. К. Особо охраняемые природные территории Бурятии. Улан-Удэ, 1992. 151 с.

Ладохин Н. П., Цуркан А. М. Очерк местного климата прибрежной зоны Баргузинского государственного заповедника // Тр. Баргузинского гос. заповедника. 1948. Вып. 1. С. 149—176.

Моложников В. Н. Растительные сообщества Прибайкалья. Новосибирск, 1986. 272 с.
Окснер А. М. Обрісники, що зібрав Ю. Ю. Каневський 1916 року на Забайкаллі // Укр. бот. журн. 1926. Т. 3. С. 1—10.
Рассадина К. А. Лихенологический очерк байкальских берегов // Тр. БИН АН СССР. 1936. Сер. 2. Вып. 3. С. 625—662.
Рассадина К. А. Дополнительный список лишайников Байкальских берегов // Тр. БИН АН СССР. 1950. Сер. 2. Вып. 6. С. 354—374.
Сипливинский В. Н. Очерк высокогорной растительности Баргузинского хребта // Тр. Баргузинского гос. заповедника. М., 1967. Вып. 5. С. 65—130.
Тюлина Л. Н. Лиственничные леса северо-восточного побережья Байкала и западного склона Баргузинского хребта // Тр. БИН АН СССР. 1954. Сер. 3. Вып. 9. С. 150—209.
Тюлина Л. Н. Влажный прибайкальский тип поясности растительности. Новосибирск, 1976. 319 с.
Тюлина Л. Н. Растительность южной части Баргузинского хребта. Новосибирск, 1981. 86 с.
Цыбжитов Ц. Х. Почвенный покров // Природа Забайкальского национального парка. Улан-Удэ, 1990. С. 116—148.
Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

SUMMARY

221 lichen species of 64 genera of 24 families are reported for the Zabaikalsky national park. 136 species are recorded for the Svyatoi Nos Peninsula for the first time. Coenotic distribution of the epigeal, epiphytic, epixylous and epilithic lichens in different forest types of mountain-forest zone as well as in alpine zone of the Zabaikalsky natural national park is discussed.

УДК 582.475.2 : 581.442 : 581.552.4 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 5

© И. Т. Кищенко, В. В. Тренин

МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОЧЕК ВИДОВ *PICEA* (*PINACEAE*), ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В КАРЕЛИЮ

I. T. KISHCHENKO, V. V. TRENIN. MORPHOGENESIS OF VEGETATIVE BUDS OF SOME *PICEA* (*PINACEAE*) SPECIES INTRODUCED TO KARELIA

Петрозаводский государственный университет
185030 Петрозаводск, пр. Ленина, 33
Факс (812) 711-000
E-mail: ivkisch@karelia.ru
Поступила 32.03.2001

Изучалось внутрипочечное развитие вегетативных побегов аборигенного вида *Picea abies* в сравнении с интродуцированными в Карелию *P. glauca*, *P. pungens*, *P. obovata*, *P. mariana*, *P. omorica*. Исследования проводились на территории Ботанического сада Петрозаводского государственного ун-та. Выяснилось, что по общей продолжительности морфогенеза (131—137 сут) изученные виды различаются незначительно. Однако морфогенез вегетативных почек аборигенного вида на 1—4 недели опережает по срокам развитие почек у интродуцированных видов, при этом внутрипочечное развитие вегетативных органов у них характеризуется сходными этапами.
Ключевые слова: хвойные растения, вегетативные почки, морфогенез, интродукция, *Picea*.

При изучении адаптации интродуцированных растений крайне необходимо выяснение особенностей внутренних изменений, происходящих в почках, в первую очередь в вегетативных почках (Серебряков, 1952; Скупченко, 1985). У представителей рода *Picea* выделяется 3 этапа (фазы) развития органов: покоя, заложения кроющих чешуй и заложения примордиев хвои. У *P. abies* в условиях Московской и Вологодской областей фаза заложения кроющих чешуй начинается ранней весной и продолжается до второй—третьей декады июля (Аникиева, Минина, 1969). Фаза заложения листовых образований длится с середины июля до сентября. В подзоне северной тайги России формирование покровных чешуй почки у ауксибласта *P. obo-*

vata наблюдается в июне—начале июля, а заложение зачатков хвои начинается в конце июля и продолжается до конца вегетационного периода (Артемов, 1976).

Среди других видов *Picea*, по которым имеются публикации по морфогенезу вегетативных почек, особый интерес представляет *Picea glauca*, так как этот вид интродуцирован в Карелию. В таежной зоне Северной Америки фаза покоя у этой ели наблюдается с середины октября до конца апреля, фаза заложения кроющих чешуй почки — с конца апреля до конца июля, фаза инициации хвои — с начала августа до середины октября (Owens et al., 1977). Исследователи отметили, что фаза заложения кроющих чешуй по времени совпадает с периодом линейного роста побегов.

Целью настоящих исследований являлось изучение морфогенеза вегетативных почек ряда интродуцированных в Карелию видов *Picea*.

Материал и методы

Наблюдения проводились в Ботаническом саду Петрозаводского государственного ун-та, расположенном в подзоне средней тайги. Объектами исследований служили 6 видов: *Picea abies* (L.) Karst., *P. obovata* Ledeb., *P. mariana* Britt., *P. glauca* (Mill.) Britt., *P. pungens* Engelm., *P. omorica* (Pane) Purk. Характеристика объектов исследований приведена в табл. 1.

Изучение морфогенеза в вегетативных почках проводили у осевых побегов с юго-западной стороны средней части кроны с момента начала набухания почек до прекращения заложения примордиев хвои (с мая по сентябрь). Растущие побеги срезали через 2—3 сут и фиксировали в смеси спирта и глицерина (соотношение 3 : 1). Объем выборки по каждому этапу морфогенеза составлял 10 почек. За дату начала того или иного этапа принимали то время, когда он отмечался не менее чем у 30 % почек. Препараты для анатомического исследования почек приготовляли по стандартной методике (Уикли, 1982). Применяли двойную фиксацию в глутаральдегиде и осмии, проводку через спирт и ацетон, заключение в эпоксидную смолу. Срезы толщиной около 1 мкм приготовляли на ультрамикротоме и окрашивали в 1 %-м водном растворе метиленового синего.

Результаты и обсуждение

Изучение анатомических препаратов показало, что у всех исследуемых видов *Picea* перед началом роста вегетативные почки имеют строение, аналогичное описанному впервые И. Г. Серебряковым (1952). Почка представляет собой зачаточный побег с апексом, покрытым почечными чешуями (катафиллами). Внутрипочечное развитие начинается с увеличения размеров примордиев хвои и удлинения зачаточного стебля

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика объектов исследования

Вид	Происхождение посадочного материала	Средний возраст, лет	Средняя высота, м	Наличие семеношения
Picea abies	Петрозаводск	31	8.4	Нет
P. glauca	С.-Петербург	42	16.7	Есть
P. pungens	»	45	16.2	»
P. obovata	Минск	32	9.2	Нет
P. mariana	Бухарест	28	7.1	»
P. omorica	»	28	5.8	»

ТАБЛИЦА 2

Этапы развития вегетативных почек у видов *Picea*, интродуцированных в Карелию

Вид	Начало внутрипочечного роста	Распускание почек	Начало заложения терминальных почек	Начало заложения катафиллов	Заложение примордиев хвои		Годичный прирост побега, см
					начало	окончание	
1992 г.							
Picea abies	8 V	26 V	30 V	7 VI	13 VII	12 IX	8.7
P. glauca	13 V	29 V	2 VI	8 VI	20 VII	18 IX	9.4
P. pungens	25 V	8 VI	11 VI	16 VI	5 VIII	22 IX	6.2
P. obovata	18 V	1 VI	2 VI	9 VI	26 VII	25 IX	6.4
P. mariana	16 V	30 V	3 VI	9 VI	28 VII	27 IX	7.3
P. omorica	16 V	30 V	3 VI	10 VI	20 VII	27 IX	5.4
1993 г.							
P. abies	1 V	14 V	21 V	2 VI	12 VII	14 IX	8.9
P. glauca	2 V	18 V	24 V	3 VI	23 VII	23 IX	9.2
P. pungens	6 V	30 V	2 VI	9 VI	1 VIII	25 IX	5.7
P. obovata	5 V	21 V	20 VI	5 VI	24 VII	25 IX	6.2
P. mariana	4 V	25 V	30 VI	5 VI	26 VII	27 IX	6.5
P. omorica	4 V	26 V	29 VI	4 VI	26 VII	28 IX	5.2

за счет интенсивного деления клеток сердцевинной меристемы. По нашим данным, раньше всех эти процессы начинаются у *P. abies* (4 V),[1] а позже всех — у *P. pungens* (15 V) (табл. 2). Более всего приближается к аборигенному виду по времени начала этих процессов *P. glauca* (7 V). Аналогичная тенденция обнаружена и по срокам распускания вегетативных почек. Так, эта фенофаза у *P. abies* и *P. glauca* отмечается уже 20 и 23 V, а у *P. pungens* — лишь 4 VI, у других изучаемых видов — 25—28 V.

К началу заложения терминальных дочерних почек инициальная часть апекса почки заметно увеличивается в объеме и принимает вид вытянутого конуса с закругленной верхушкой (рис. 1). Как и отмеченные выше процессы, данный этап ранее всего начинается у *P. abies* и *P. glauca* (25 и 28 V соответственно), а у остальных видов на 11—20 сут позже. Продолжительность этапа достигает 5—9 сут.

Заложение катафиллов терминальных дочерних почек начинается в нижней части апекса с формирования метамеров, имеющих значительно более широкое основание, чем у растущей хвои годичного побега. В этот период времени верхняя часть апекса начинает приобретать полусферическую форму, что обусловливается активизацией как апикальных инициалей, так и центральных меристематических клеток.

В дальнейшем увеличение размеров апекса происходит за счет роста и деления клеток периферийной и сердцевинной меристем. В этот период молодая вегетативная почка состоит из стеблевой части с расположенными на ней катафиллами и апексом (рис. 2). Катафиллы имеют заостренную верхушку, утолщены и несколько сплюснуты в поперечном сечении. Проводящие пучки закладываются базипетально чуть выше их оснований и характеризуются вполне развитыми ксилемными элементами. С обеих сторон проводящего пучка к основанию чешуи подходят по 2 узких смоляных канала. В этот период времени почти все клетки катафиллов представлены тонкостенными прозенхимными элементами, а в апексе хорошо видна зональность. При этом выраженных различий в структуре почек между изучаемыми видами *Picea* не обнаружено.

По срокам начала формирования почечных чешуй *P. abies* и *P. glauca* (4—5 VI) на 2—3 сут опережают *P. obovata*, *P. mariana* и *P. omorica*. Позднее всего этот

[1] Здесь и далее приводятся средние данные (день и месяц) за 2 года исследований.

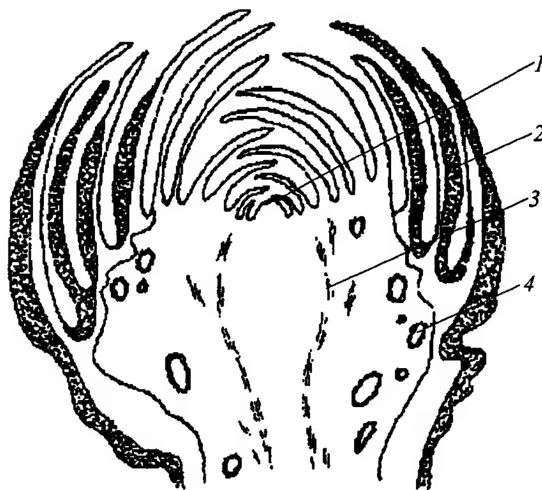


Рис. 1. Вегетативная почка *Picea glauca* на этапе заложения катафиллов.

1 — конус нарастания, *2* — почечные чешуи; *3* — проводящие пучки стеблевой части почки, *4* — смоляные ходы.

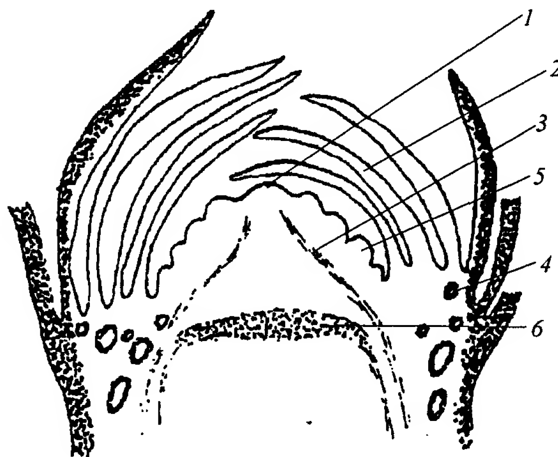


Рис. 2. Вегетативная почка *Picea glauca* в конце этапа формирования примордиев хвои.

1 — конус нарастания, *2* — почечные чешуи, *3* — проводящие пучки стеблевой части почки, *4* — смоляные ходы, *5* — примордии хвои, *6* — сердцевинная диафрагма.

процесс начинается у *P. pungens* (12 VI). Наименьшая продолжительность периода формирования катафиллов характерна для *P. abies* (38 сут), а у других видов она достигает 49—52 сут.

К началу заложения примордиев хвои апекс достигает максимальных размеров и имеет ясно выраженную цито-гистологическую зональность. Зона инициалей представлена 2—3 слоями клеток. Периферическая меристема благодаря периклинальным делениям увеличивается по толщине до 6—7 слоев клеток. Зачаточная хвоя формируется клетками, которые последовательно делятся периклинально и антиклинально. Примордии хвои закладываются в акропетальном направлении и имеют форму полусферы. Одновременно начинаются быстрые антиклинальные деления клеток сердцевинной меристемы, приводящие к удлинению зачаточного стебля.

Наиболее ранние сроки начала формирования примордиев хвои так же, как и других этапов морфогенеза почек, характерны для *P. abies* (12 VI). У других видов данный этап начинается в третьей декаде июля или на 9—22 сут позже.



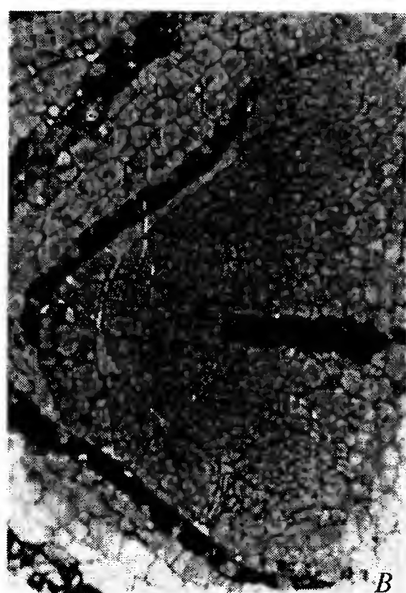






Рис. 3. Вегетативная почка *Picea glauca* на разных этапах развития (1992 г.).

А — начало весеннего роста побега (13 V), *Б* — заложение терминальной почки (2 VI), *В* — ранняя стадия заложения примордиев хвои (20 VII), *Г* — поздняя стадия заложения примордиев хвои (18 IX). *А, Б, Г* — ×90; *В* — ×200.

К окончанию этапа заложения примордиев хвои апекс почки уменьшается в объеме, а зона периферической меристемы увеличивается. Никаких существенных различий в структуре почек между изучаемыми видами *Picea* в данный период не обнаружено. К этому времени вегетативная почка покрыта хорошо развитыми чешуями и состоит из зачаточного побега новой генерации с листовыми примордиями (рис. 2). Зачаточный стебель имеет коническую форму. В его основании формируется сердцевинная диафрагма, состоящая из паренхимных клеток с утолщенными стенками. Выше нее по оси стебля образуется сердцевинная паренхима, окруженная целой

системой прокамбиальных пучков. Строение вегетативной почки *P. abies* ранее подробно рассмотрено В. Б. Скупченко (1974).

Исследованиями обнаружено, что раньше всех этап заложения примордиев хвои заканчивается у *P. abies* и *P. glauca* (13 и 20 IX). У остальных изучаемых видов этот процесс прекращается 23—27 IX. Аналогичные этапы внутрипочечного развития у *P. abies* и *P. obovata* выявлены ранее В. А. Аникиевой и Е. Г. Мининой (1969), Скупченко (1974). У всех объектов исследования к концу вегетации зимующие почки успевали полностью закончить свое развитие. Однако удлинение периода формирования почек у интродуцентов подвергает их опасности повреждения ранними осенними заморозками, которые в условиях южной Карелии могут наступать уже во второй декаде сентября. Самый короткий период образования примордиев хвои характерен для *P. pungens* (50 сут), а у остальных видов он составляет 60—63 сут.

Данные, представленные в табл. 2, позволяют сделать вывод, что время прохождения этапов внутрипочечного развития видов *Picea* варьирует по годам и, по-видимому, связано с изменениями погодных условий. Наиболее заметно изменяются сроки начала внутрипочечного развития и заложения терминальных почек. Наименьшие различия отмечаются для *P. abies* и *P. glauca* (7—11 сут), а для других видов *Picea* они достигают 27 сут. Некоторые этапы развития вегетативной почки *P. glauca* представлены на рис. 3. Сравнение результатов наших исследований позволило обнаружить значительное сходство с данными по морфогенезу вегетативных почек *P. abies* (Аникиева, Минина, 1969) и *P. glauca* (Owens et al., 1977).

Таким образом, внутрипочечное развитие вегетативных органов у аборигенного вида *P. abies* и 5 интродуцированных видов рода *Picea* характеризуется сходными этапами: покоя, заложения кроющих чешуй и заложения примордиев хвои. Морфогенез вегетативных почек у *P. abies* по срокам опережает развитие почек у интродуцированных видов, что свидетельствует о значительно большей требовательности последних к температурному режиму. Продолжительность морфогенеза почек у всех изученных видов различается незначительно. У видов, отличающихся сходством морфогенеза почек (*P. abies* и *P. glauca*), величина годичного прироста побегов почти одинакова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аникиева В. А., Минина Е. Г. О жизнедеятельности конуса нарастания у древесных пород в связи с сексуализацией побегов // Бот. журн. 1969. Т. 44. № 7. С. 907—915.

Артемов В. А. Морфогенез побегов *Pinaceae* (вступление в микрофенологию) // Научн. докл. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1976. Вып. 24. С. 57.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 392 с.

Скупченко В. Б. Морфофункциональная характеристика меристем почек ели, сосны, лиственницы и пихты в подзоне средней тайги Коми АССР // Биологические исследования на северо-востоке европейской части СССР. Сыктывкар, 1974. С. 47—53.

Скупченко В. Б. Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. Л., 1985. 80 с.

Уикли Б. Электронная микроскопия для начинающих. М., 1982. 101 с.

Owens J. N., Molder M., Langer H. Bud development in *Picea glauca*. I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoot elongation as they relate to date and temperature sums // Can. J. Bot. 1977. N 21. P. 228—245.

SUMMARY

The investigation was carried out in the Botanical Garden of Petrozavodsk University. Stages of internal development of vegetative shoots of the aboriginal *Picea abies* and introduced to Karelia *P. glauca*, *P. pungens*, *P. obovata*, *P. mariana*, *P. omorica* were studied.

The aboriginal and the introduced species have no significant differences in the total duration of bud morphogenesis (131—137 days). However, development of buds in the aboriginal species takes place 1—4 weeks earlier than in the introduced ones. The highest resemblance of bud morphogenesis was found for *P. abies* and *P. glauca*.

УДК 581.821 : 582.734 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 5

© L. I. Lotova, A. C. Timonin

ANATOMY OF CORTEX AND SECONDARY PHLOEM OF *ROSACEAE*. 12. *PRUNOIDEAE*

Л. И. ЛОТОВА, А. К. ТИМОНИН. АНАТОМИЯ ПЕРВИЧНОЙ И ВТОРИЧНОЙ КОРЫ *ROSACEAE*. 12. *PRUNOIDEAE*

119899 Moscow, Vorobyevy Gory
Lomonosov Moscow State University, Dep. of Biology
E-mail: timonin@herba.msu.ru
Received 14.06.2000

Cortex and bark anatomy is variable through *Prunus* species and their allies. It is, however, a variation on a theme that does not fit recognised genera and slightly correlates with growth habit. The bark structure rather evidences combining genera *Amygdalus*, *Armeniaca*, *Cerasus*, *Laurocerasus*, *Padus*, *Persica*, and *Prunus* with each other as members of diverse genus *Prunus*. *Osmaronia* shares some anatomical characters of its bark with those of *Prunus sensu lato* members but distinctions are enough to arrange it into a separate tribe *Osmaronieae* in *Prunoideae*. The erecting of monotypic subfamily *Osmaronioideae* might be also reasonable. *Exochorda* as evidenced by its cortex and bark anatomies is more distantly related to *Prunoideae* core and essentially differs from the *Spiraeoideae* members. It should be better held apart from accepted supergeneric taxa of *Rosaceae* as a genus *insertae sedis* for the present.
Key words: cortex, secondary phloem, *Rosaceae*, *Prunoideae*, *Pruneae*, *Osmaronia*, *Exochorda*.

The subfamily *Prunoideae* as concerned here consists of 2 tribes including genera *Osmaronia* with its occasional segregates, *Exochorda* (both from *Osmaronieae*), *Maddenia*, *Pygeum*, *Laurocerasus*, *Padus*, *Cerasus*, *Prunus*, *Armeniaca*, and *Amygdalus* (all members of the tribe *Pruneae*) (Takhtajan, 1987); widely accepted genus *Persica* is also kept here as operational unit. The core of the subfamily is a set of closely allied species that were originally distributed among genera *Prunus* and *Amygdalus* (Linnaeus, 1957) but re-arranged later into 9 above-mentioned genera of *Pruneae* tribe. Contrary to the taxonomic routine, all of them but *Maddenia* and *Pygeum* are assembled into *Prunus sensu lato* by some treaters (Focko, 1894; Hanelt, 1971; Brummitt, 1992; Hegi, 1995b).

Osmaronia (= *Oemleria* = *Nuttalia*) has been usually placed into the subfamily among its other members (Focko, 1894; Hegi, 1995b) or as a member of separate tribe *Osmaronieae* (Takhtajan, 1987, 1997; seemingly Kalkman, 1988) but Mai (1984) arrange for it monotypic subfamily *Osmaronioideae* next to subfamily *Prunoideae*.

Exochorda was mostly placed into subfamily *Spiraeoideae* as a member of diverse former *Quillajeae* (Focko, 1894) or as a member of monotypic (Hanelt, 1971; Eyde, 1975) or oligotypic (Hegi, 1995a) tribe *Exochordeae*. It was transferred, however, to *Prunoideae* by Juel (1918; cited by Kalkman, 1988) and his followers (Raven, 1975; Goldblatt, 1976) where it was held as second member of the tribe *Osmaronieae* (Takhtajan, 1987) or as a sole member of tribe *Exochordeae* (Takhtajan, 1997).

Taxonomic resources of character in traditional use are likely to be nearly exhausted for improving taxonomy of the subfamily. So, more extensive employment of anatomical characters of the bark should provide useful insights into this problem (Lotova, Timonin, 1999, 2000, 2001). However, bark was anatomically scrutinised in few *Prunus* species and their allies (Moeller, 1882; Liu, Gao, 1993; Lotova, 1998) while those of both *Osmaronia* and *Exochorda* seem to have remained neglected. The investigations generally presented accordant data though few discrepancies were ascertained (Lotova, 1998). Our present study is intended to cover the diversity of the subfamily as to tribe rank.

Materials and methods

Samples were mostly picked on from plants grown at Main Botanical Garden of Russian Academy of Science, Moscow: *Amygdalus nana* L., *Armeniaca mandshurica* (Maxim.) Skvorts., *A. vulgaris* Lam., *Cerasus fruticosa* Pall., *C. sachalinensis* (Fr. Schmidt)

Kom., *C. tomentosa* (Thunb.) Wall., *Osmaronia cerasiformis* Green., *Padus serotina* Borck., *P. ssiori* (Fr. Schmidt) C. K. Schneider, *P. virginiana* ssp. *melanocarpa* (A. Nels.) W. A. Weber, *Persica vulgaris* Mill., *Prunus americana* Marsh., *P. sargentii* Rehder, *P. spinosa* L., and *P. ussuriensis* Kovalev et Kostina. *Exochorda albertii* Regel and *Laurocerasus lusitanica* M. Roem. were sampled at Central Republic Botanical Garden of Ukraine, Kiev. The material of *Amygdalus communis* Linn. and *Cerasus mahaleb* Mill. was gathered at Botanical Garden of Lomonosov Moscow State University (MSU). At Krasnodar Region, Russia was collected the material of *Cerasus avium* (L.) Moench (oak woods by Tuapse town), *Laurocerasus officinalis* M. Roem. (Arboretum «Белые ночи», Sochi city), and *Prunus divaricata* Ledeb. (beech forest next to Tuapse town). Bark of *Padus avium* Mill. and *Prunus africana* (Hook. f.) Kalkm. were sampled in their habitats at Zvenigorod Biological Station of MSU ap. 45 km W to Moscow and near Shebe village 47 km WSW to Jinna town, Ethiopia, respectively.

The samples were fixed and kept in 70 % (v/v) ethyl alcohol and then prepared for light microscopy as follows. Transverse, tangential and radial dissections of the axial organs were made with hand razor and either stained with 5 % alcoholic iodine or processed with phloroglucinol and hydrochloric acid and embedded into pure glycerin on slide glasses. All the measurements were directly taken from the slides with calibrated ocular micrometer. The illustrations were drawn with camera lucida RA-6.

Results

Species of *Pruneae*

• The species vary from low shrubs (*Amygdalus nana*, *Cerasus fruticosa*) to rather tall trees (*Armeniaca* spp., some *Prunus*) and from deciduous to semi-evergreen (*Prunus africana*). Their bark anatomies yet show variations on a theme provoking us to make a generalised presentation.

Annual stem is glabrous or nearly so (fig. 1, *A*, *B*, *E*—*H*) (*Amygdalus communis*, *Armeniaca* spp., *Cerasus avium*, *C. sachalinensis*, *Laurocerasus* spp., *Padus serotina*, *P. ssiori*, *Persica vulgaris*, *Prunus divaricata*, *P. sargentii*, *P. ussuriensis*) to (densely) pubescent with unicellular thick-walled subulate trichomes (fig. 1, *C*, *D*) (*Amygdalus nana*, *Cerasus fruticosa*, *C. mahaleb*, *C. tomentosa*, *Padus virginiana* ssp. *melanocarpa*, *Prunus americana*, *P. spinosa*). Thin cuticle covers the epidermis, which is striate in *Cerasus fruticosa*, *C. sachalinensis*, *Prunus sargentii*, sparsely papillose in *Amygdalus communis* and smooth in others. Epidermal cells are evenly thin-walled in *Padus ssiori* (fig. 1, *F*); they have thicker outer wall in two *Amygdalus* species, *Cerasus avium*, *C. fruticosa*, *C. mahaleb*, *Laurocerasus officinalis*, *Padus avium*, *P. serotina*, *P. virginiana*, and *Prunus spinosa* (fig. 1, *D*); strikingly thick outer epidermal cell walls are inherent in *Armeniaca* spp., *Cerasus tomentosa*, *Persica vulgaris*, *Prunus africana*, *P. americana*, and *P. divaricata* (fig. 1, *G*). Wall thickening pattern of epidermal cell in *Laurocerasus lusitanica*, *Cerasus sachalinensis*, and *Prunus ussuriensis* causes their radial walls to seem ψ-shaped in stem crossections (fig. 1, *H*). Radially elongated thick-walled cells are characteristic of the epidermis of *Prunus sargentii* (fig. 1, *E*).

Angular to lamellar collenchyma of 2—5 cell layers according to a species underlays the epidermis (fig. 1, *A*—*C*, *E*, *G*, *H*). Its outermost cells produce the first phellogen developing subepidermal periderm (fig. 1, *A*, *C*—*F*). The inner homogeneous parenchyma bulks the cortex in most investigated species (fig. 1, *A*, *C*) but fairly distinctive chlorenchyma is in between the collenchyma and the cortical parenchyma in *Cerasus avium*, *C. mahaleb* and *Persica vulgaris*. Tannic acid-bearing and crystalliferous idioblasts are mostly scattered through inner cortex in all species studied. The former constitute a continuous 1—2-layered innermost zone of the cortex which simulates the endodermis (*Amygdalus communis*, *A. nana*, *Cerasus mahaleb*). Tannic acid-bearing cells constitute about inner half a cortex in *Laurocerasus lusitanica* (fig. 1, *B*). Discontinuous 1(2)-layered

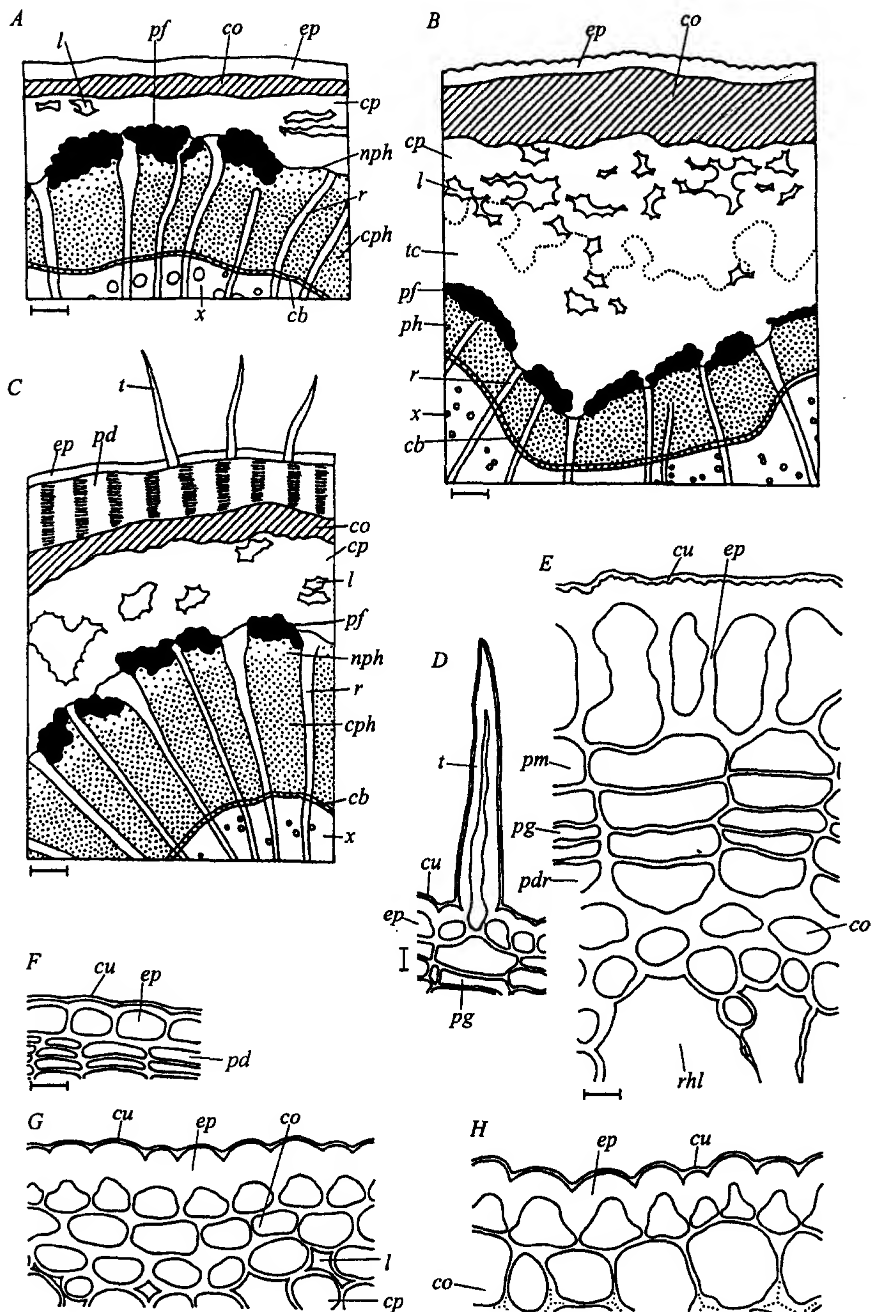


Fig. 1. Annual stem anatomies in *Prunoideae* species, transverse sections.

A — scheme of *Prunus divaricata* bark; *B* — scheme of *Laurocerasus lusitanica* bark; *C* — scheme of *Prunus spinosa* bark; *D* — trichome of *Prunus spinosa*; *E—H* — outermost cortex of *Prunus sargentii* (*E*), *Padus ssiori* (*F*), *Prunus divaricata* (*G*), and *Laurocerasus lusitanica* (*H*). *cb* — cambium; *co* — collenchyma; *cp* — cortical parenchyma; *cph* — conducting phloem; *cu* — cuticle; *ep* — epidermis; *l* — lacuna; *nph* — non-conducting phloem; *pd* — periderm; *pdr* — phelloderm; *pf* — protophloem fibres; *pg* — phellogen; *ph* — phloem; *pm* — phellem; *r* — ray; *rhl* — rhexigeneous lacuna; *t* — trichome; *tc* — tannic acid-bearing cortex; *x* — xylem. Bar: *A—C* — 0.1 mm; *D—H* — 0.01 mm.

TABLE 1

Thickness of phloem ring and sieve tube diameters in annual stems

Species	Thickness of the phloem ring, mm	Diameter of the sieve tubes, μm
Amygdalus communis	0.15—0.20	6—8
A. nana	0.08—0.09	6—8
Armeniaca mandshurica	0.50—0.55	6—8
A. vulgaris	0.23—0.30	6—8
Cerasus avium	0.08—0.09	12—16
C. fruticosa	0.09—0.11	5—6
C. mahaleb	0.05—0.10	5—6
C. sachalinensis	0.14—0.17	8—10
C. tomentosa	0.10—0.12	5—6
Laurocerasus lusitanica	0.08—0.09	3—5
L. officinalis	0.20—0.30	6—8
Padus avium	0.15—0.16	8—11
P. serotina	0.07—0.08	8—10
P. ssiori	0.10—0.12	6—8
P. virginiana subsp. *melanocarpa*	0.12—0.14	4—6
Persica vulgaris	0.10—0.15	12—14
Prunus africana	0.15—0.20	8—10
P. americana	0.07—0.08	5—7
P. divaricata	0.10—0.14	6—8
P. sargentii	0.08—0.10	8—9
P. spinosa	0.12—0.15	3—4
P. ussuriensis	0.43—0.50	4—6

innermost cortex of starch-storing cells reminiscent of the endodermis is inherent in *Armeniaca vulgaris*, *Cerasus tomentosa*. Crystalliferous idioblasts have 1(2) calcium oxalate druse per cell; some idioblasts contain a calcium oxalate prism in *Cerasus sachalinensis*. Solitary and paired fibres occur in the cortex of the latter species. Lacunas are typical of cortical parenchyma (chlorenchyma), the largest in *Amygdalus nana*, *Cerasus avium*, *Laurocerasus lusitanica* (fig. 1, *B*), *Persica vulgaris*, *Prunus sargentii* (fig. 1, *E*), and *P. ussuriensis*. All the smaller lacunas are of schizogeneous type while larger ones are of mixed schizo-rhexigeneous type (fig. 1, *E*).

The phloem is highly uniform through the specimens (fig. 1, *A*—*C*). Slightly lignified protophloem fibres are only hard constituents of the phloem. They are mostly assembled into clusters (1)2—4 cells thick, 4—5 cells thick in *Padus serotina*, *Prunus spinosa* (fig. 1, *C*) and up to 8 cells thick in *Armeniaca mandshurica*, *Persica vulgaris*, *Prunus divaricata* (fig. 1, *A*), and *P. sargentii*. The clusters nearly merged into sclerenchymal ring in *Cerasus fruticosa*, *C. mahaleb*, *C. sachalinensis*, *C. tomentosa*, *Persica vulgaris*, *Prunus sargentii*, and *P. ussuriensis*. The soft phloem consists of sieve tubes with sieve plates of 1—3 sieve areas, strands of companion cells, and axial parenchyma which is homogeneous in the inner phloem zone and differentiated into starch-storing and crystalliferous ones in the outer zone. The crystalliferous cells contain a calcium oxalate druse per cell and sheathe the rays. The outer non-conducting zone where sieve tubes are completely obliterated and compressed is developed in some specimens (fig. 1, *A*, *C*) while absent in others (fig. 1, *B*) due evidently to differences in ages of samples at hand. Thickness of the soft phloem ring and diameters of the sieve tubes highly vary through the species concerned but the figures are specific neither of growth habits nor of recognized genera (table 1).

The rays are mostly uniseriate, rarely 2-seriate; a few rays a bit dilated.

Biennial stem bark is very similar with its counterpart in the annual stem. Yet, the epidermis is completely decayed and the periderm protects the stem. The multilayered phellem is usually homogeneous of tangentially flattened thin-walled cells or stratified of alternate zones of brownish and colourless flattened cells (*Amygdalus nana*, *Cerasus avium*, *Padus avium*). The phelloderm is invariably 1-layered.

Proliferation of the cortical tissues makes them indistinctive while the crystalliferous idioblasts are more numerous (acme in *Cerasus sachalinensis*).

The protophloem fibre clusters are more distant and their ring where has occurred is fragmented. The protophloem fibres are still just hard phloem constituents. The phloem ring is thicker and differentiated into inner conducting and outer non-conducting zones in all investigated species. The ray are often curved, some of them are slightly dilated outward.

Trunk (in trees) and perennial branch (in shrubs) bark. The periderm whose outer phellem repeatedly decays by large scales is a protector of the branch/stem in nearly all investigated species (fig. 2, *A*—*C*) while scaly rhytidome is developed on trunks of *Armeniaca* spp., *Cerasus tomentosa*, *Padus avium*, *Persica vulgaris*, *Prunus africana*, *P. divaricata*, and *P. ussuriensis* (fig. 3, *A*). The multilayered phellem is usually homogeneous of tangentially flattened thin-walled cells or stratified of alternate zones of brownish and colourless flattened cells (*Amygdalus nana*, *Cerasus avium*, *Padus avium*). The phelloderm is 1—3-layered.

Homogeneous proliferating parenchyma bulks the cortex (fig. 2, *A*—*C*; 3, *A*, *B*). Cortical parenchyma of rhytidome scales is lignified. Solitary and/or clustered fibres are developed in the cortex (fig. 3, *A*) of arborescent species. The border between the cortex and the secondary phloem is indiscernible because of proliferation of the parenchymal cells.

The ring of secondary phloem highly varies in thickness from species to species (table 2) but conducting one is just inner 10 to 50 per cent of the ring. It consists only of soft components (fig. 4, *A*): sieve tubes with their companion cells, axial phloem parenchyma, and underdeveloped secondary phloem fibres (fig. 4, *A*, *C*). The sieve tube members range 8 to 25 μm in diameter and 80 to 375 μm in length according to a species under consideration (table 2), the longest in trees, the shortest in low shrubs; the sieve plates have 1—4 sieve areas (fig. 4, *C*, *D*; 5). All sieve tubes are completely destroyed and compressed in the non-conducting zone of phloem (fig. 3, *C*). The obliterated tissue is a bulk of non-conducting zone in *Padus serotina* (fig. 2, *A*); it is fragmented with masses of axial phloem parenchyma and hard phloem in others (fig. 2, *B*—*D*; 3). Axial parenchyma is mostly homogeneous in the inner conducting zone and differentiated into starch-storing and crystalliferous ones in the outer zone (fig. 4, *A*, *C*, *D*). Crystalliferous parenchyma bears a calcium oxalate druse per cell and mostly adjoins the rays as if it were a prominent ray sheaths (fig. 3, *C*) (except for *Cerasus avium*).

Numerous clusters of the secondary phloem fibres are present in the non-conducting zone (fig. 2, *B*; 3, *A*, *B*) of all species but shrubby *Amygdalus nana*, *Cerasus fruticosa*, *C. sachalinensis*, *Laurocerasus lusitanica* (fig. 2, *C*), *Padus serotina* (fig. 2, *A*). In these, the fibres are developed just in transitional zone between the phloem and the cortex while arrested in other phloem. Masses of pitted sclereids (fig. 2, *D*), some conjoined with the fibre clusters (fig. 2, *A*, *C*, *D*), are inherent in outer non-conducting zone and/or cortex of *Cerasus avium*, *Laurocerasus* spp. (fig. 2, *B*—*D*), *Padus serotina* (fig. 2, *A*), and *Prunus africana*. Usually clustered fibre sclereids accompanying clusters of the secondary phloem fibres have been revealed in non-conducting zone of *Amygdalus communis*, *Prunus africana*, *P. sargentii*. In the latter species, the fibre sclereids curved and irregularly directed (fig. 4, *B*) greatly outnumber the fibres and make the phloem net-like consistence.

Rays of starch-storing cells and scarce cells with calcium oxalate druse in them (fig. 5) are homogeneous (fig. 4, *D*), indistinctively heterogeneous (*Prunus spinosa*) or heterogeneous (*Prunus africana*), uni- and multiseriate (2—6-seriate) (fig. 5). Table 2 shows sizes of the rays to be highly variable from species to species as well as in a species. None of the recognized genera, however, can be outlined by ray sizes of constituent species. The

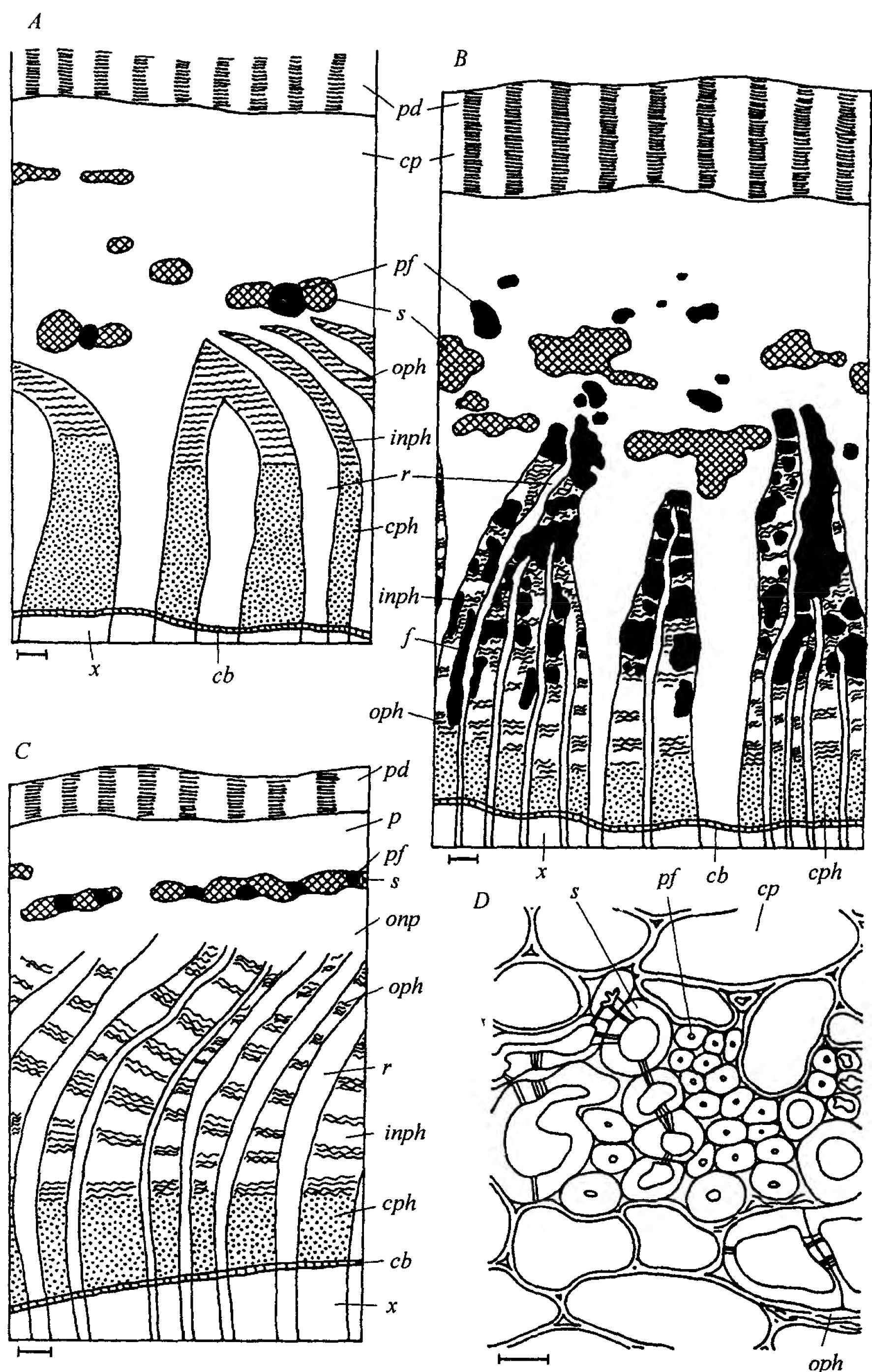


Fig. 2. Bark of perennial branches of *Padus serotina* (*A*), *Laurocerasus officinalis* (*B*), *L. lusitanica* (*C, D*), transverse sections.

A—C — schemes of the bark; *D* — non-conducting phloem. *f* — secondary phloem fibres; *oph* — obliterated phloem; *s* — sclerenchyma; see fig. 1 legend for other explanations. Bar: *A—C* — 0.1 mm; *D* — 0.01 mm.

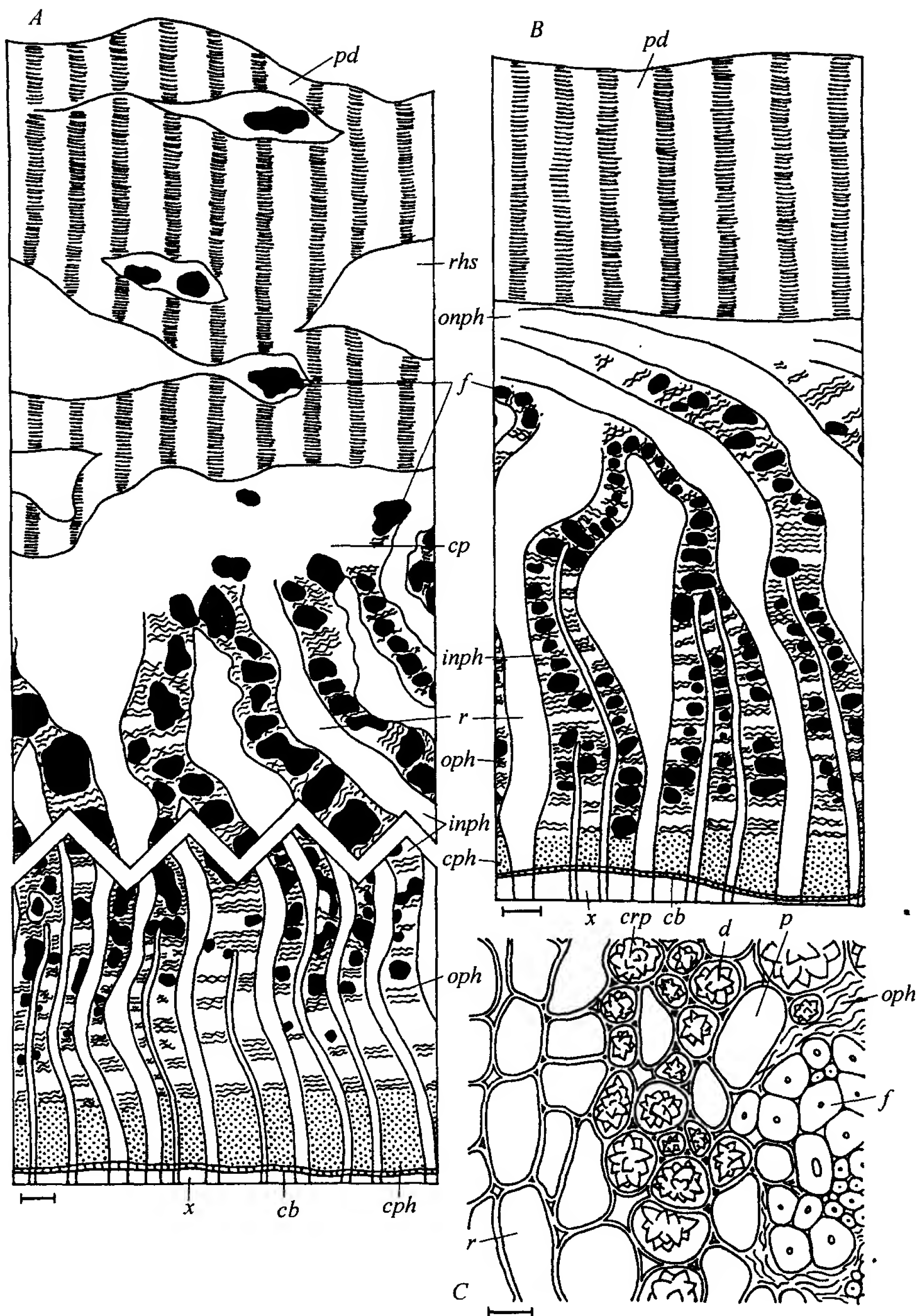


Fig. 3. Bark of the trunk in *Prunus ussuriensis* (*A*, *C*) and *Cerasus avium* (*B*), transverse sections.

A, *B* — schemes of the bark; *C* — secondary phloem in the perennial branch, transverse section; *D* — non-conducting phloem. *cph* — conducting phlloem; *crp* — crystalliferous parenchyma; *d* — calcium oxalate druse; *f* — fibres; *inph* — inner non-conducting phloem; *onph* — outer non-conducting phloem; *p* — axial phloem parenchyma; *rhs* — rhytidome scale; see figs. 1, 2 legends for other explanations. Bar: *A*, *B* — 0.1 mm; *C* — 0.01 mm.

TABLE 2

Sizes of the phloem ring and sieve tube members in the barks of trunks or perennial branches

Species	Thickness of the phloem ring, mm		Sizes of the sieve tube members, μm		Sizes of the rays in conducting zone		
					multiseriate, mm		uniseriate, cells
	total	conducting zone	diameter	length	width	height	height
Amygdalus communis	1.8—2.0	0.05—0.06	8—10	160—190	0.11—0.14	0.50—0.90	3—7
A. nana	1.1—1.2	0.08—0.10	8—10	80—90	0.08—0.12	0.20—0.70	3—7
Armeniaca mandshurica	3.3—3.5	0.25—0.30	10—16	150—160	0.10—0.15	0.65—1.43	5—11
A. vulgaris	4.0—4.5	0.20—0.25	14—17	135—175	0.11—0.13	0.85—1.36	(2)5—7(10)
Cerasus avium	3.0—3.1	0.40—0.45	16—24	255—375	0.05—0.10	0.30—1.10	(3)4—7
C. fruticosa	2.8—3.0	0.40—0.50	16—20	170—200	0.11—0.14	0.20—0.65	4—9(15)
C. mahaleb	2.1—2.3	0.20—0.25	10—12	170—180	0.08—0.12	0.25—0.85	3—5
C. sachalinensis	2.0—2.5	0.35—0.45	16—18	195—205	0.10—0.20	0.50—1.15	(2)5—7(10)
C. tomentosa	2.5—2.7	0.25—0.35	14—18	105—115	0.10—0.14	0.90—1.10	4—7(12)
Laurocerasus lusitanica	2.0—2.1	0.30—0.35	10—16	190—195	0.10—0.12	0.80—1.15	(1)2—3(5)
L. officinalis	1.7—2.0	0.35—0.40	11—18	285—300	0.08—0.10	0.30—0.50	2—5
Padus avium	2.0—2.3	0.40—0.45	16—25	230—300	0.10—0.20	0.35—1.20	(2)5—6(12)
P. serotina	2.0—2.3	0.40—0.60	20—25	280—330	0.10—0.20	0.40—1.20	(2)5—8(15)
P. ssiori	1.8—2.2	0.30—0.35	13—17	170—250	0.10—0.13	0.65—1.00	(2)6—7(13)
P. virginiana subsp. *melanocarpa*	2.0—2.1	0.30—0.35	10—16	240—250	0.10—0.20	0.60—2.30	(2)5—7(11)
Persica vulgaris	4.0—4.5	0.55—0.60	20—24	195—230	0.15—0.25	1.00—2.50	(3)4—8(10)
Prunus africana	0.4—0.5	0.12—0.15	10—12	140—160	0.05—0.07	0.35—0.70	5—6
P. americana	3.7—4.0	0.10—0.12	12—16	170—190	0.08—0.15	0.50—2.10	5—7(11)
P. divaricata	3.0—3.5	0.30—0.35	11—16	180—190	0.06—0.12	0.40—0.90	5—7
P. sargentii	2.0—2.1	0.30—0.35	16—20	160—180	0.12—0.15	0.60—0.90	4—8(10)
P. spinosa	2.4—2.5	0.40—0.45	20—25	240—260	0.15—0.20	1.60—2.30	3—8
P. ussuriensis	4.8—5.0	0.45—0.50	8—11	240—260	0.12—0.15	1.20—1.60	5—8(12)

rays are strait radial in the conducting zone and undulate or obliquely radial (fig. 2, *A*, *C*; 3, *A*) in the non-conducting zone to tangential (fig. 3, *B*) in the outermost one. Many multiseriate rays are dilated outwards (fig. 2, *A*, *B*; 3, *A*, *B*). Some multiseriate rays tend to being aggregated in *Cerasus mahaleb*, *C. sachalinensis*, *Laurocerasus officinalis*, *Padus serotina*, *P. virginiana* ssp. *melanocarpa*, *Persica vulgaris*, *Prunus americana*, and *P. divaricata*.

Osmaronia cerasiformis

Deciduous shrub.

Annual stem (fig. 6, *A*) is protected with glabrous epidermis underlaid by 6—8-layered angular-lamellar collenchyma whose outermost cells give rise to the phellogen which develops thin homogeneous phellem of tangentially flattened cells and 1-layered phelloderm. Loosely packed parenchyma of chlorophyll-bearing cells bulks the inner cortex; scarce idioblasts containing a druse of calcium oxalate per cell are scattered through the cortical parenchyma.

Solitary and few-clustered protophloem fibres mark the border between the cortex and the soft phloem 0.25—0.30 mm thick of which inner about 0.20 mm is a conducting zone

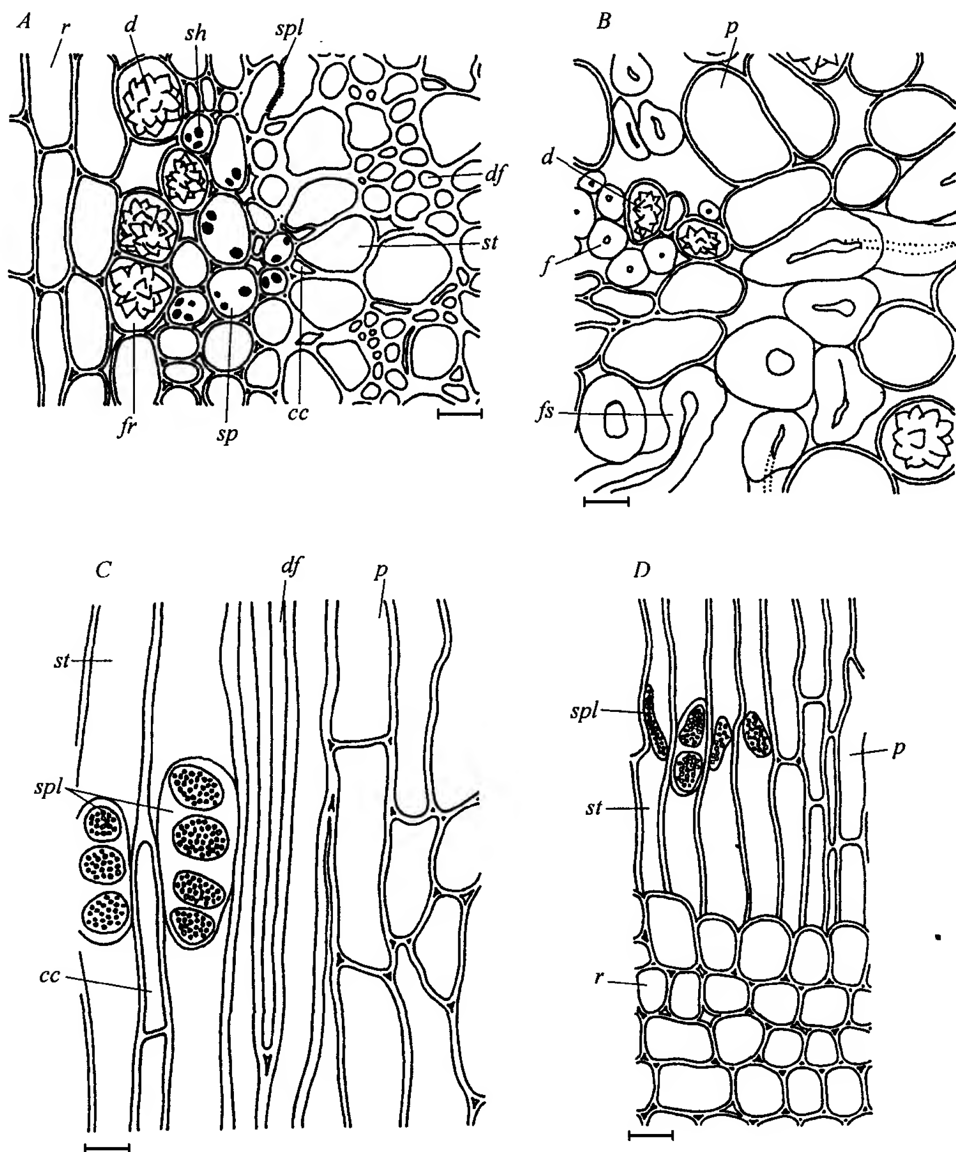


Fig. 4. Anatomy of the trunk/perennial branch phloem.

A — outer conducting zone in *Armeniaca vulgaris*, transverse section; *B* — non-conducting zone in *Prunus sargentii*, transverse section; *C* — conducting zone in *Laurocerasus officinalis*, radial section; *D* — conducting zone in *Prunus ussuriensis*, radial section. *cc* — companion cell; *df* — differentiating fibres; *fr* — fringe of crystalliferous parenchyma; *fs* — fibre sclereid; *sh* — starch grain; *sp* — starch-bearing parenchyma; *spl* — sieve plate; *st* — sieve tube; see figs. 1—3 legends for other explanations. Bar: 0.01 mm.

(fig. 6, *A*). The sieve tube members near 11 μm in diameter bear simple sieve plates. Axial phloem parenchyma is homogeneous, starch-storing. Small masses of obliterated completely compressed sieve tubes are present in the non-conducting zone. The 1(2)-seriate rays are hardly discernible in the phloem and contain abundant starch in their cells.

B i e n n i a l   b r a n c h is protected with thicker periderm whose phellem consists of two zones of tangentially flattened cells and a layer of nearly completely compressed ones in between. The phelloderm is 3- to 4-layered. The cortex is anatomically as in annual stem. The protophloem fibre clusters have progressed to almost continuous ring 1 to 2(3) cells thick. The phloem pattern is unchanged.

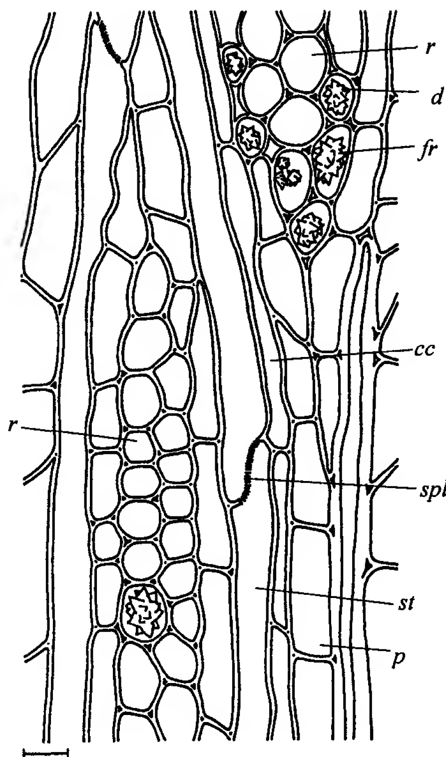


Fig. 5. Anatomy of the trunk phloem in *Prunus ussuriensis*, tangential section.
See figs. 1—4 legends for explanations. Bar: 0.01 mm.

Perennial branch has rather thin periderm (fig. 6, *B*). The phellem is stratified of rings of flattened brown cells and thinner-walled compressed colourless cells in between through which the phellem fissures to decay its outer scales. The phelloderm is 3- to 4-layered, starch-containing. Both lamellar collenchyma and chlorophyll-bearing cortical parenchyma are evident in the dilating cortex (fig. 6, *B*), cells of both are highly elongated tangentially though.

The protophloem fibres are still just hard phloem components yet their clusters are widely moved from each other by proliferating ray and axial phloem parenchyma (fig. 6, *B*). Soft phloem ring is 0.90—1.00 mm thick but only inner 0.20—0.26 mm thick zone is conducting. The sieve tube members 16—19 × 160—210 µm have typically oblique simple sieve plates (fig. 6, *D*, *E*), the compound ones of 2 sieve areas do exceptionally occur however (fig. 6, *D*). The sieve tubes are obliterated in the non-conducting zone and small masses of completely compressed cells are in the zone (fig. 6, *B*—*D*); some axial phloem parenchyma cells contribute to compressed cell masses too (fig. 6, *D*). All the axial phloem parenchyma is storage, none of its cell contains calcium oxalate crystal/druse (fig. 6, *C*—*E*). Unevenly thickened cell walls are typical of the axial phloem parenchyma (fig. 6, *C*—*E*).

Rays are indistinctively heterogeneous (fig. 6, *D*), uniseriate (fig. 6, *E*) (2)4—12 cells high, biseriate (fig. 6, *C*, *E*) 0.60—1.50 mm high, multiseriate 0.17—0.29 × 1.00—more than 2.15 mm; rare cells of the multiseriate rays have a styloid of calcium oxalate. Multiseriate rays are dilated in the non-conducting zone (fig. 6, *B*).

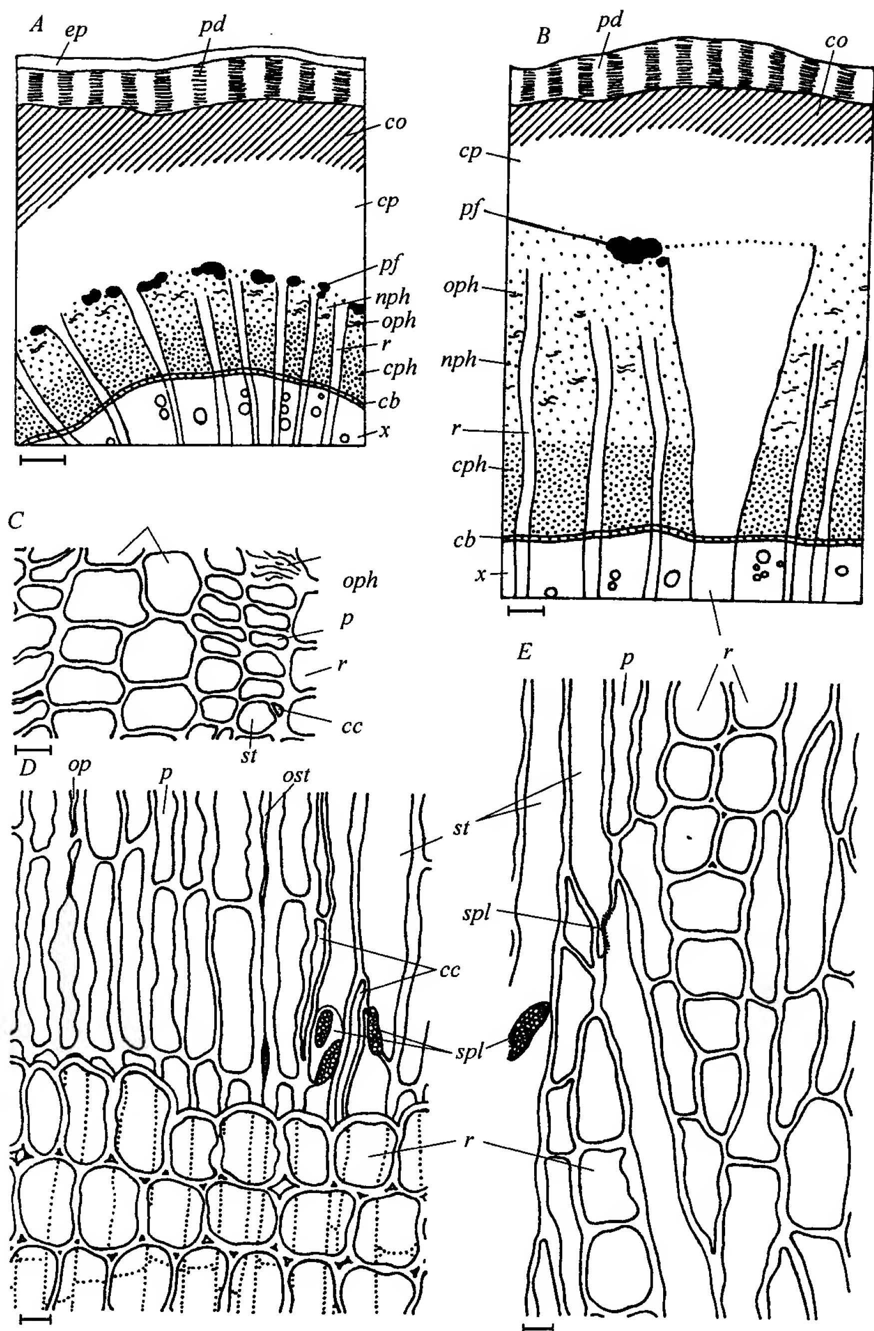


Fig. 6. Anatomy of the bark and phloem in *Osmaronia cerasiformis*.

A — scheme of the annual stem, transverse section; *B* — scheme of the perennial branch, transverse section; *C* — outer conducting zone of perennial branch phloem, transverse section; *D* — outer conducting zone of perennial branch phloem, radial section; *E* — conducting zone of perennial branch phloem, tangential section. *op* — obliterated axial phloem parenchyma; *ost* — obliterated sieve tubes; see figs. 1—5 legends for other explanations. Bar: *A*, *B* — 0.1 mm; *C*—*E* — 0.01 mm.

Deciduous shrub.

Annual stem is protected with glabrous thick-walled epidermis (fig. 7, *C*). The phellogen of subepidermal origin produced 2- to 3-layered phelloderm and phellem whose outer cells have brown contents; some its inner cells have thickened lignified inner wall while few contain a calcium oxalate crystal (fig. 7, *C*). The lamellar collenchyma is a bulk of the cortex (fig. 7, *A*) and inner cortical parenchyma is only 1 to 2 cells thick; idioblasts with calcium oxalate druse are developed in the parenchyma.

The lignified protophloem fibres are just hard phloem constituents and assembled into few-celled clusters. The clusters are mostly adjoined from outside by large fibre sclereids which have thick stratified unlignified walls (fig. 7, *A*, *D*). The soft phloem consists of sieve tubes and their companion cells and axial phloem parenchyma. The parenchyma is almost completely starch-bearing but a few crystalliferous strands with a calcium oxalate prism per cell are present by the protophloem fibre clusters (fig. 7, *D*).

1- to 2-seriate rays penetrate the phloem (fig. 7, *A*).

Perennial branch has a periderm on its surface (fig. 7, *B*) whose phellem consists of uniform a bit flattened cells a few of inner ones contain a calcium oxalate prism. The phelloderm is 4—6-layered. Both collenchyma and cortical parenchyma are still evident in the cortex; sclereid number is highly progressed.

The phloem cells in the conducting zone are in distinctive radial files (fig. 7, *E*). The sieve tube members 6—8 × 180—190 μm are interconnected with transverse or more often oblique sieve plates (fig. 7, *E*) and accompanied with 2 to 3 companion cells. The tubes are obliterated in the non-conducting zone to constitute tangential plates of completely compressed tissue where no cell can be detected (fig. 7, *B*, *E*). The axial phloem parenchyma is mainly storage (fig. 7, *E*), but strands of cells containing each a calcium oxalate rhombohedron/cube occur by fibre clusters; cells with calcium oxalate druse are widely scattered in the outer non-conducting zone of the phloem. It is the parenchyma that make diffuse dilatation of the phloem. Tangentially clustered secondary phloem fibres are present in the outer non-conducting zone (fig. 7, *B*).

The rays are 1—4-seriate; the homogeneous rays outnumber the heterogeneous ones which have erect edge cells.

Discussion

The *Prunus* allies show variety of their cortex and bark patterns. Some of them seem rather specific. The variants, however, do concur with none of the recognized genera and look like junctions of independently varying traits. Thereof, the obtained data corroborate merging all studied *Pruneae* genera into genus *Prunus* (Hanelt, 1971; Brummitt, 1992; Hegi, 1995b) inspite of its enormous diversity.

Osmaronia shares certain characters with some *Pruneae* members: just protophloem fibres as hard phloem components (also in shrubs *Amygdalus nana*, *Cerasus fruticosa*, *C. sachalinensis*, *Laurocerasus lusitanica*, *Padus serotina*), dilating multiseriate rays (in all studied woody *Pruneae*), presence of both uni- and multiseriate rays, subepidermal phellogen (two latter characters in all *Pruneae*). It markedly differs, however, from all investigated *Pruneae* members in its bark design and histological composition of the phloem (mainly simple sieve plates, only storage phloem parenchyma, absence of ray sheaths of crystalliferous parenchyma, indistinctively heterogeneous rays). Being of greater taxonomic importance the distinctions evidence distant relation between the taxa under consideration. Besides, calcium oxalate styloids in a few cells of multiseriate ray in *Osmaronia* a bit reminisces the styloids abundant in the phloem of *Quillaja* (Moeller, 1882; Focko, 1894; Lotova, Timonin, 1999). Then, *Osmaronia* seems reasonable to be segregated from *Prunus* close allies into a special taxon. The latter should be at least a tribe in *Prunoideae* subfamily (Takhtajan, 1987, 1997; Kalkman, 1988) but erecting a separate subfamily (Mai, 1984) might be judicious, too.

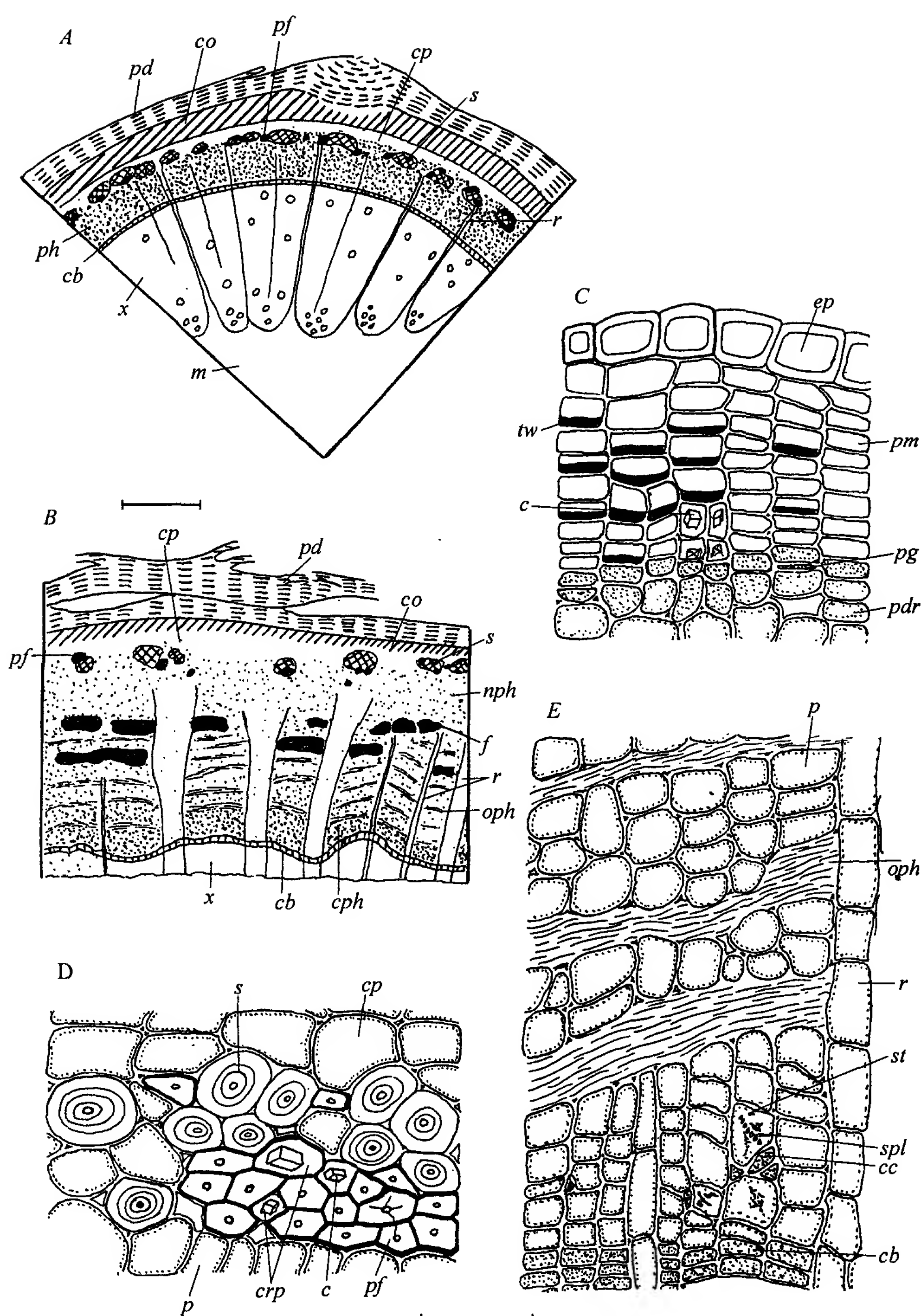


Fig. 7. Anatomy of the stem and phloem in *Exochorda albertii*, transverse sections.

A — scheme of the annual stem; *B* — scheme of the perennial branch; *C* — periderm in annual stem; *D* — protophloem fibre cluster; *E* — phloem in perennial branch. *c* — crystal; *m* — medulla; *tw* — thickened cell wall; see figs. 1—6 legends for other explanations. Bar: *A*, *B* — 0.03 mm; *C*—*E* — 0.05 mm.

The design of bark of *Exochorda* is similar with that in some shrubby *Pruneae* members. Nevertheless, only simple sieve plates, absence of the crystalliferous sheaths of the rays, diffuse dilatation of the phloem, mostly rhombohedral or cubic crystals in axial phloem parenchyma cells instead of druses, crystals in phellem cells all exclude close relationship of *Exochorda* with other *Pruneae* members. *Exochorda* differs from *Osmaronia* in clusters of secondary phloem fibres, cortical sclerenchyma, more prominent masses of compressed sieve tubes in non-conducting phloem zone, presence of the crystalliferous axial parenchyma, crystals in phellem cells, and diffuse dilatation of the phloem. Therefore, it can be only distantly related to *Osmaronia*. As pattern of *Exochorda* bark does not fit well bark anatomy of other *Prunoideae* its inclusion into the subfamily (Eyde, 1975; Goldblatt, 1975; Takhtajan, 1987, 1997) seems to be disputable.

It does not fit bark pattern in *Spiraeoideae* either, for none of investigated spiraeoids has masses of compressed sieve tubes in the non-conducting phloem and subepidermal phellogen (Lotova, Timonin, 1998a, b). The latter character must be of taxonomic importance in many *Rosaceae* segregates (Focko, 1894; Lotova, Timonin, 1998b, 1999, 2000, 2001). That is why we consider questionable including *Exochorda* into subfamily *Spiraeoideae* (Focko, 1894; Hanelt, 1971; Raven, 1975; Hegi, 1995a). The genus should be better kept apart for present from other *Rosaceae* segregates as Kalkman (1988) stated.

Acknowledgements

We are deeply indebted to Dr. V. N. Pavlov, and Dr. S. R. Majorov for their sampling barks in *Prunus africana* and *Cerasus avium*, *Laurocerasus officinalis*, *Prunus divaricata*, respectively. We sincerely appreciate Drs. M. V. Kostina and J. Belayeva, Main Botanical Garden of Russian Academy of Science, for their assistance in collecting specimens of cultivated species. Mrs. G. A. Novitska is gratefully acknowledged as collector of bark samples of both *Exochorda albertii* and *Laurocerasus lusitanica*. The study was sponsored by Russian Foundation of Basic Research.

LITERATURE CITED

Brummitt R. K. Vascular Plants Families and Genera. Kew, 1992. VIII+804 p.

Eyde R. H. The bases of Angiosperm phylogeny: floral anatomy // Ann. Missouri Bot. Gard. 1975. Vol. 62. N 3. P. 521—537.

Focko W. O., *Rosaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Teil 3. Abt. 3. S. 1—61.

Goldblatt P. Cytotaxonomic studies in the tribe *Quillajeae* (*Rosaceae*) // Ann. Missouri Bot. Gard. 1976. Vol. 63. N 2. P. 200—206.

Hanelt P. Familie Rosengewächse, *Rosaceae* // Urania Pflanzenreich. Höhere Pflanze. 1. Leipzig, Jena, Berlin, 1971. S. 410—426.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin, 1995a. Bd 4. Teil 2A. Spermatophyta: Angiospermae: Dicotyledones 2(2). IX + 693 S.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin e. o., 1995b. Bd 4. Teil 2B. Spermatophyta: Angiospermae: Dicotyledones 2(3). 544 S.

Kalkman C. The phylogeny of the *Rosaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 98. N 1. P. 37—59.

Linnaeus C. Species Plantarum. A Facsimile of the first edition 1753. London, 1957. Vol. 1. 560 p.

Liu Donghua, *Gao Xinzeng*. Comparative anatomy of the secondary phloem in ten species of *Rosaceae* // IAWA Jour. 1993. Vol. 14. N 3. P. 289—298.

Lotova L. I. Bark microstructure in principal broad-leaved woods and shrubs from Eastern Europe. Moscow, 1998. 113 p. (in Russ.).

Lotova L. I., *Timonin A. C.* Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 1. *Spiraeoideae—Spiraeeae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998a. Vol. 83. N 8. P. 16—27.

Lotova L. I., *Timonin A. C.* Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 2. *Spiraeoideae* except *Spiraeeae* and *Lyonothamneae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998b. Vol. 83. N 9. P. 14—27.

Lotova L. I., *Timonin A. C.* Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 3. *Quillajoideae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1999. Vol. 84. N 2. P. 34—41.

Lotova L. I., *Timonin A. C.* Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 6. *Rubeae* and *Adenostomeae* (*Rosoideae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 2000. Vol. 85. N 11. P. 21—28.

Lotova L. I., *Timonin A. C.* Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 7. *Rosoideae—Potentilleae* // Bot. J. (St. Petersburg). 2001. Vol. 86. N 4. P. 12—33.

Mai D. H. Karpologische Untersuchungen der Steinkerne fossiler und rezenter *Amygdalaceae* (*Rosales*) // Feddes Repert. 1984. Bd 95. Hf 3—4. S. 299—329.
Moeller J. Anatomie der Baumrinden. Berlin, 1882. 446 S.
Raven P. H. The bases of Angiosperm phylogeny: cytology // Ann. Missouri Bot. Gard. 1975. Vol. 62. N 3. P. 724—764.
Takhtajan A. Systema magnoliophytorum. Leningrad, 1987. 439 p. (in Russ.).
Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. X + 643 p.

РЕЗЮМЕ

Анатомия первичной коры и вторичной флоэмы разнообразна у видов рода *Prunus* и ближайших к нему родов. Однако это разнообразие не совпадает с границами признаваемых родов и слабо коррелирует с жизненными формами. Строение коры свидетельствует в пользу объединения родов *Amygdalus*, *Armeniaca*, *Cerasus*, *Laurocerasus*, *Padus*, *Persica* и *Prunus* в один полиморфный род *Prunus*. Род *Osmaronia* проявляет определенное сходство по анатомии коры с представителями рода *Prunus* sensu lato, но различия достаточны для того, чтобы отнести его к особой трибе *Osmaroneae* в пределах подсемейства *Prunoideae*, но не исключено и выделение отдельного подсемейства *Osmaronioideae*. Род *Exochorda* меньше сходен с членами подсемейства *Prunoideae* и еще менее — с представителями подсемейства *Spiraeoideae*; его пока лучше не включать в существующие надродовые таксоны розоцветных.

УДК 581.829 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 5

© **М. А. Плиско**

СТРОЕНИЕ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ КРЫЛАТЫХ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *BIGNONIACEAE*

M. A. PLISKO. SEED-COAT STRUCTURE OF ALATE SEEDS OF SOME *BIGNONIACEAE* MEMBERS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 11.04.2001

Приведены результаты анатомо-морфологического исследования семенной кожуры крылатых семян 9 видов из 7 родов сем. *Bignoniaceae* Juss. Выявлено однообразие строения: у исследованных видов семенная кожура пленчатая, тонкая (за редким исключением), механический слой представлен экзотестой; крыло также экзотестальное, по периферии 2—4-слойное.
Ключевые слова: семя, крыло, клетка, теста (экзо-, мезо-, эндо-), стенка, *Incarvillea*, *Niedzwedzkia*, *Amphicome*, *Millingtonia*, *Bignonia*, *Distictis*, *Eccremocarpus*, *Bignoniaceae*.

Сем. *Bignoniaceae*, входящее в порядок *Scrophulariales*, в основном тропическое, включает 110 родов, объединенных в 7 триб, и 800 видов (Takhtajan, 1997). Наиболее обычный в семействе тип плода — 2-створчатая, 2-гнездная (реже 1- или 4-гнездная) коробочка (локулицидная — трибы *Tecomeae*, *Oroxyleae*, *Eccremocarpeae*, септицидная — *Bignonieae*), реже плоды — сочные, невскрывающиеся (*Crescentieae* и *Coleeae*). Крылатые семена располагаются на плаценте в 1 или много рядов, или диффузно, прикрепляются либо по ее периферии, либо в центре, и обычно их заложение вертикальное, перпендикулярное к продольной оси плода (горизонтальное встречается редко — виды *Incarvillea* и *Amphicome*). Гинецей ценокарпный из 2 плодолистиков; завязь верхняя, сидячая, 2-гнездная с 2 плацентами в каждом гнезде (*Tecomeae*, *Bignonieae*), 1-гнездная с 2 париетальными, часто двулопастными, плацентами (*Eccremocarpeae*, *Crescentieae*), редко (*Tourrettia*) — 4-гнездная с 1 плацентой в каждом гнезде: семязачатки многочисленные (Baillon, 1891; Schumann, 1897; Brouwer, Stählin, 1955; Цвелев, 1981). Эмбриологические исследования *Bignonia tveediana*, *Catalpa bignonioides*, *C. kaempferi*, *Incarvillea compacta*, *I. delavayi*, *I. gran-*

diflora, *Jacaranda mimosaefolia*, *Pithecoctenium clematideum* (Mauritzon, 1935), *Jacaranda mimosaefolia*, *Parmentiera cerifera*, *Tecoma stans*, *Kigelia pinnata* (Govindu, 1950), *Oroxylum indicum* (Ghatak, 1956), *Tabebuia rosea*, *Millingtonia hortensis*, *Dolichandrone falcata*, *Heterophragma adenophyllum*, *Stereospermum chelonoides* (Mehra, Kulkarni, 1985), *Niedzwedzkia semiretschenskia* (Райкова, Пащенко, 1977), *Incarvillea potaninii* (Камелина и др., 1990) показали, что семязачатки обычно анатропные, реже (*Millingtonia hortensis*, *Stereospermum chelonoides* и отдельные семязачатки *Parmentiera cerifera* и *Kigelia pinnata*) — гемианатропные, с одним массивным интегументом; внутренняя эпидерма интегумента дифференцируется в интегументальный тапетум (исключением является *I. potaninii* — без интегументального тапетума); семязачатки тенуинуцеллятные, с хорошо выраженной гипостазой; эндосперм клеточный, образует терминальные гаустории. На основании особенностей развития было выделено 2 типа их строения (Catalpa-тип и Incarvillea-тип) (Mauritzon, 1935). В зрелом семени эндосперм представлен однослойной полупрозрачной пленкой. У некоторых из этих видов (*J. mimosaefolia*, *P. cerifera*, *T. stans*, *O. indicum*, *T. rosea*) также изучено развитие крыла семени (Govindu, 1950; Ghatak, 1956; Mehra, Kulkarni, 1985). Показано, что его рост начинается с интенсивного тангенциального вытягивания и одновременного деления (антиклинального и периклинального) наружной эпидермы интегумента сначала в халазальной части семязачатка, позднее в этот процесс включаются латерально и микропилярно расположенные эпидермальные клетки, охватывая таким образом всю периферию семязачатка; сначала клетки тонкостенные с гранулярной цитоплазмой и хорошо заметными ядрами; позднее стенки начинают утолщаться; степень утолщения различается у разных видов. Прочность стенок экзотесты *T. stans* обеспечивает лигнин, а *T. rosea* — целлюлоза (Govindu, 1950; Ghatak, 1956). В образовании крыла *O. indicum* участвуют также субэпидермальные склеренхимные тестальные клетки. По периферии крыло всех исследованных видов (*T. stans*, *J. mimosaefolia*, *P. cerifera*, *O. indicum*, *T. rosea*) определяется как однослойное (Govindu, 1950; Chatak, 1956; Mehra, Kulkarni, 1985).

Зрелое крыло *Oroxylum* (= *Calosanthes*) *indicum*, *Bignonia discolor*, *Distictis* и *Anemopaegma* (Wahl, 1897) образовано экзотестой и мезотестой. Первая представлена клетками с утолщенными антиклинальными стенками, вторая — тонкостенными и склеренхимными клетками. Хотя исследования представителей данного семейства довольно значительные, целостная картина строения семени отсутствует, что и явилось основанием для настоящего сообщения.

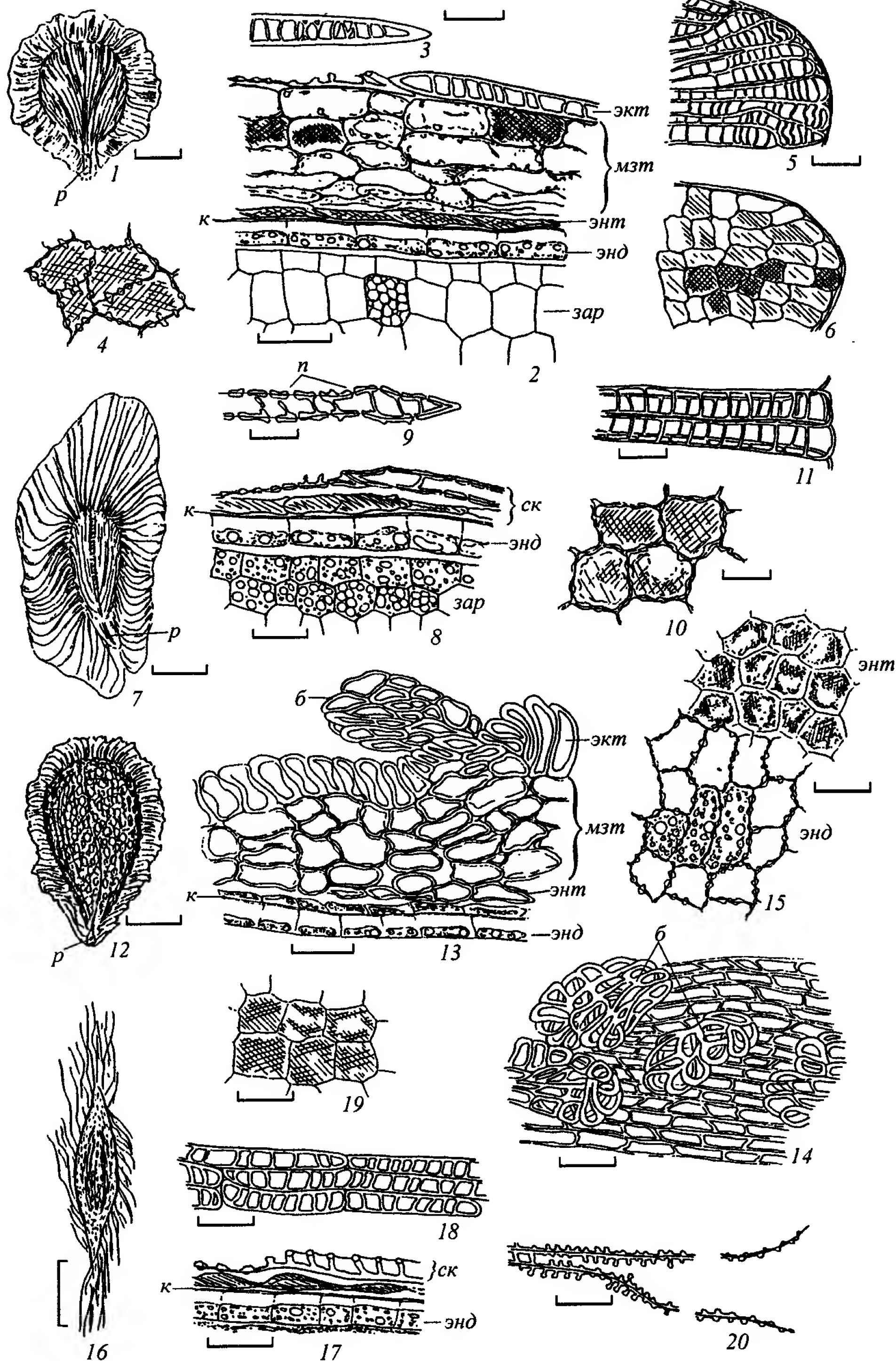
Цель исследования — анатомо-морфологическое изучение семенной кожуры зрелых крылатых, заключенных в коробочки, семян сем. *Bignoniaceae*.

Материал и методика

Семена для работы получены из Ботанического музея Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

Исследованы зрелые семена 9 видов из 7 родов, объединенных в 4 трибы сем. *Bignoniaceae* (Takhtajan, 1997): *Incarvillea* Juss. — *I. compacta* Maxim., *I. olgae* Regel; *Niedzwedzkia* B. Fedtsch. — *N. semiretschenskia* B. Fedtsch.; *Amphicome* Royle — *A. arguta* Royle; *Millingtonia* L. — *M. hortensis* L.; *Bignonia* L. — *B. salicifolia* H.B. et K., *B. rapensis* L.; *Distictis* Bur. — *D. lactiflora* DC.; *Eccremocarpus* Ruiz et Pav. — *E. scaber* Ruiz et Pav.

Для анатомического изучения сухие семена предварительно размягчали в смеси спирт-глицерин-вода (1 : 1 : 1). Срезы толщиной 8—12 мкм готовили на замораживающем микротоме, окрашивали суданом-III и заключали в глицерин-желатин. Исследование проводили с помощью микроскопов Cytaval и Amplival.



1
р
3
экт
мзт
к
энт
энд
зар
2
4
5
6
п
9
11
7
р
ск
к
энд
зар
8
10
энт
б
экт
мзт
к
энт
энд
12
р
13
энд
15
б
19
14
16
18
ск
к
энд
17
20

Результаты исследований и обсуждение

Семена плоские, тело семени медианно уплощенное, в плане билатерально симметричное, с длинной или короткой продольной осью; семена мелких, средних, крупных размеров (семя с крылом *Eccremocarpus scaber* — 2—3 мм дл., 2—2.8 мм шир., ширина крыла — 0.5—0.7 мм, *Incarvillea compacta*, соответственно — 3.5—3.6, 3—4, 0.5—1.0, *I. olgae* — 10—11, 5—6, 2—2.5, *Niedzwedzkia semiretschenskia* — 5—7, 3.5—4, 0.2—0.5, *Amphicome arguta* — 10—12, 1.5—2.0, 2.5—3.0, *Bignonia salicifolia* — 4—5, 20—25, 8—10, *B. rapensis* — 5—6, 20—21, 8.5—9.0, *Distictis lactiflora* — 10—12, 18—20, 5—6, *Millingtonia hortensis* — 11—12, 30—35, 11—12), округлой, овальной, грушевидной или удлиненной формы, разного цвета, тонко ребристые (ребра располагаются под разными углами, от острого до прямого, к продольной оси семени); редко семена морщинистые или с бугорками, матовые или глянцевые (рис. 1, *1*, *7*, *12*, *16*; 2, *1*; 3, *1*, *7*, *9*; 4, *1—3*). Крыло либо окаймляет все семя (периферическое), либо в разной степени уменьшается и совсем прерывается в базальной (*M. hortensis* — рис. 2, *1*) или в базальной и апикальной частях семени (*B. salicifolia*, *B. rapensis* — рис. 3, *1*, *7*); в последнем случае семя, имеющее короткую продольную ось, образует 2 латеральных крыла. И периферическое, и латеральные крылья пленчатые, прозрачные или матовые, такие же ребристые, как и тело семени, ребра лучами расходятся к их извилистому, зубчатому краю. У 2-крылых семян крылья могут быть представлены волосками, иногда собранными на концах в хохолки (*B. salicifolia* — рис. 3, *1*). Семя *Amphicome arguta* имеет длинную продольную ось и также несет волоски, но последние сосредоточены на апикальной и базальной частях семени (рис. 1, *16*).

Рубчик небольшой, округлый, овальный, удлиненный; рафе узкое, длинное, располагается на адаксиальной стороне семени и совпадает с его продольной осью.

Теста семени, сформированная интегументом однопокровного семязачатка, покрывает тело семени и продолжается с абаксиальной и адаксиальной сторон в крыло. У исследованных в данной работе видов семенная кожура, окружающая тело семени, обнаруживает одинаковое строение с обеих его сторон; она тонкая, пленчатая — из 2—7 слоев клеток. У всех исследованных видов механический слой представлен экзотестой; почти всегда выражена эндотеста (исключением являются *Bignonia rapensis* и *Distictis lactiflora*, которые лишены эндотестального слоя (рис. 3, *8*, *10*, *11*)); мезотестальные слои у ряда видов сохраняются (*Incarvillea compacta*, *Niedzwedzkia semiretschenskia*, *Millingtonia hortensis*) или частично сминаются (*Bignonia rapensis*, *Distictis lactiflora*). Экзотеста образована вытянутыми параллельно поверхности клетками, центробежно расходящимися в сторону крыла от середины семени (на адаксиальной стороне — от рафе) под острым-прямым углом по отношению к продольной оси семени; такое строение экзотестальных клеток нарушается у *Distictis lactiflora* (рис. 3, *11*) — группы из параллельно расположенных клеток изгибаются и лежат под разными углами друг относительно друга. Клетки экзотесты обычно очень длинные, редко короткие (рис. 1, *14*; 4, *5*); у *Niedzwedzkia semiretschenskia* из коротких клеток образуются невысокие, округлые, многоклеточные бородавки (рис. 1, *12—14*). Оболочка клеток у одних видов (*N. semiretschenskia*, *B. salicifolia*, *E. scaber*) равномерно утолщена (что не связано с длиной клетки), у других (*I. compacta*, *I. olgae*, *A. arguta*, *M. hortensis*, *B. rapensis*) утолщены антиклинальные стенки,

---

Рис. 1. Строение семенной кожуры и крыла семян трибы *Tecomeae*.

1—6 — *Incarvillea compacta*: внешний вид семени (*1*), продольный срез семенной кожуры (*2*), фрагмент клетки экзотесты (*3*) и клеток эндотесты (*4*) с поверхности, фрагмент крыла снаружи (*5*) и внутренний слой крыла (*6*); *7—11* — *Incarvillea olgae*: внешний вид семени (*7*), продольный срез семенной кожуры (*8*), фрагмент клетки экзотесты (*9*) и клеток эндотесты (*10*) с поверхности, край крыла (*11*); *12—15* — *Niedzwedzkia semiretschenskia*: внешний вид семени (*12*), поперечный срез семенной кожуры (*13*), экзотеста (*14*), эндотеста и эндосперм (*15*) с поверхности; *16—20* — *Amphicome argute*: внешний вид семени (*16*), продольный срез семенной кожуры (*17*), клетки экзотесты (*18*) и эндотесты (*19*) с поверхности, фрагмент клетки экзотесты, переходящей в волоски (20). *б* — бородавка, *зар* — зародыш, *к* — кутикула, *мзт* — мезотеста, *п* — пора, *р* — рубчик, *ск* — семенная кожура, *экт* — экзотеста, *энд* — эндосперм, *энт* — эндотеста. Масштабная линейка: *1, 7, 12, 16* — 0.2 см; *2—6, 8—11, 13—15, 17—20* — 0.02 мм.

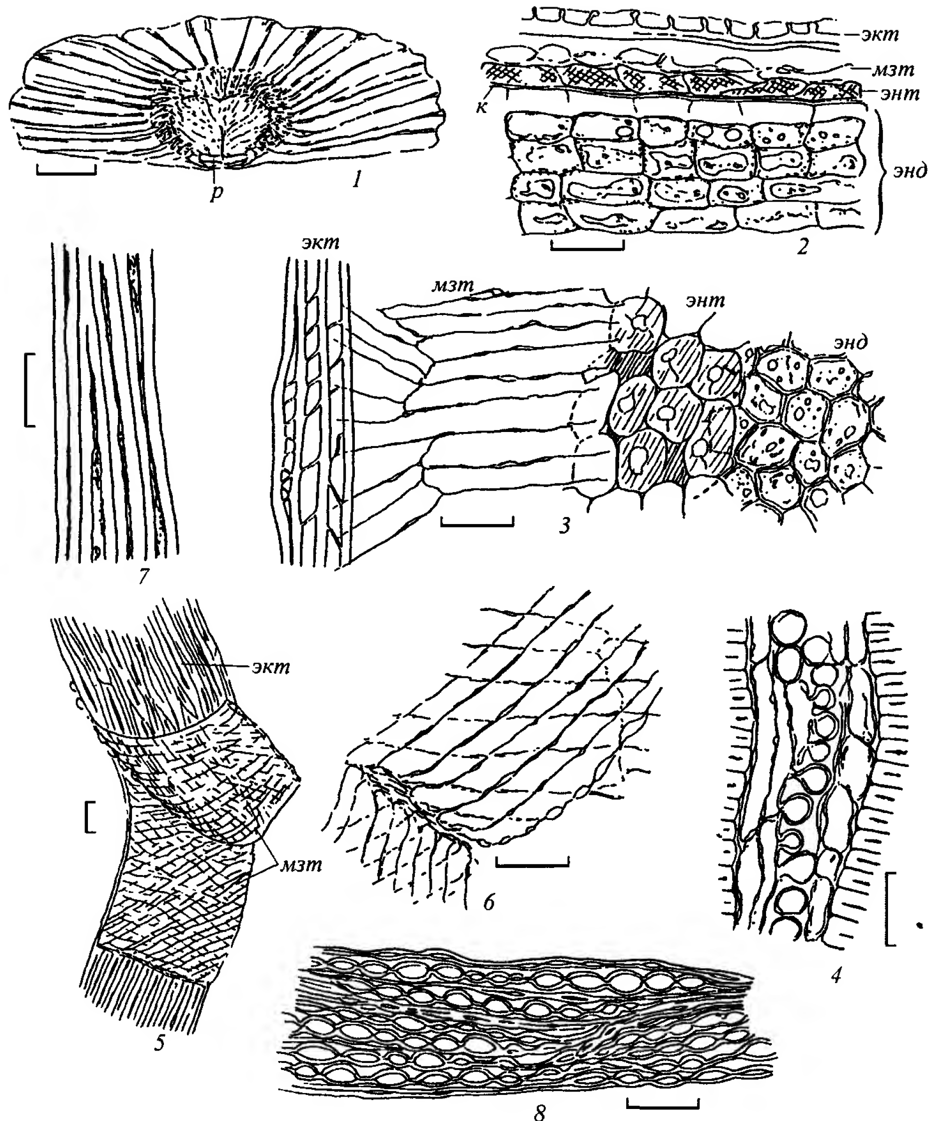


Рис. 2. Строение семенной кожуры и крыла *Millingtonia hortensis* (триба *Oroxyleae*).

1 — внешний вид семени, *2* — продольный срез семенной кожуры, *3* — экзотеста, мезотеста, эндотеста и эндосперм с поверхности, *4* — срез крыла в его основании, *5* — расщепленное крыло ближе к его середине, *6* — та же часть крыла при большем увеличении, можно видеть внутренние нежные, тонкостенные клетки мезотесты, *7* — здесь же клетки экзотесты с поверхности, *8* — крыло ближе к краю. Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1* — 0.5 см; *2*—*8* — 0.02 мм.

а периклинальные остаются тонкими и спадаются (обычно это характерно для длинных клеток); в последнем случае, а также в клетках *B. salicifolia* и *E. scaber*, с равномерно утолщенными оболочками, их прочность увеличивается за счет ретикулярных утолщений (лестничных или сетчатых) антиклинальных стенок (рис. 1, *2*, *3*, *8*, *9*, *13*, *14*, *17*, *18*; 2, *2*, *3*; 3, *3*, *4*; 4, *5*); исключением может быть *B. rapensis*, у которой ретикулярные утолщения отсутствуют (рис. 3, *8*). У *Distictis lactiflora* антиклинальные стенки также утолщаются, но периклинальные остаются довольно толстыми и не спадаются; ретикулярные утолщения характерны не для всех клеток (рис. 3, *10*, *11*). В антиклинальных стенках экзотесты *Incarvillea olgae* встречаются

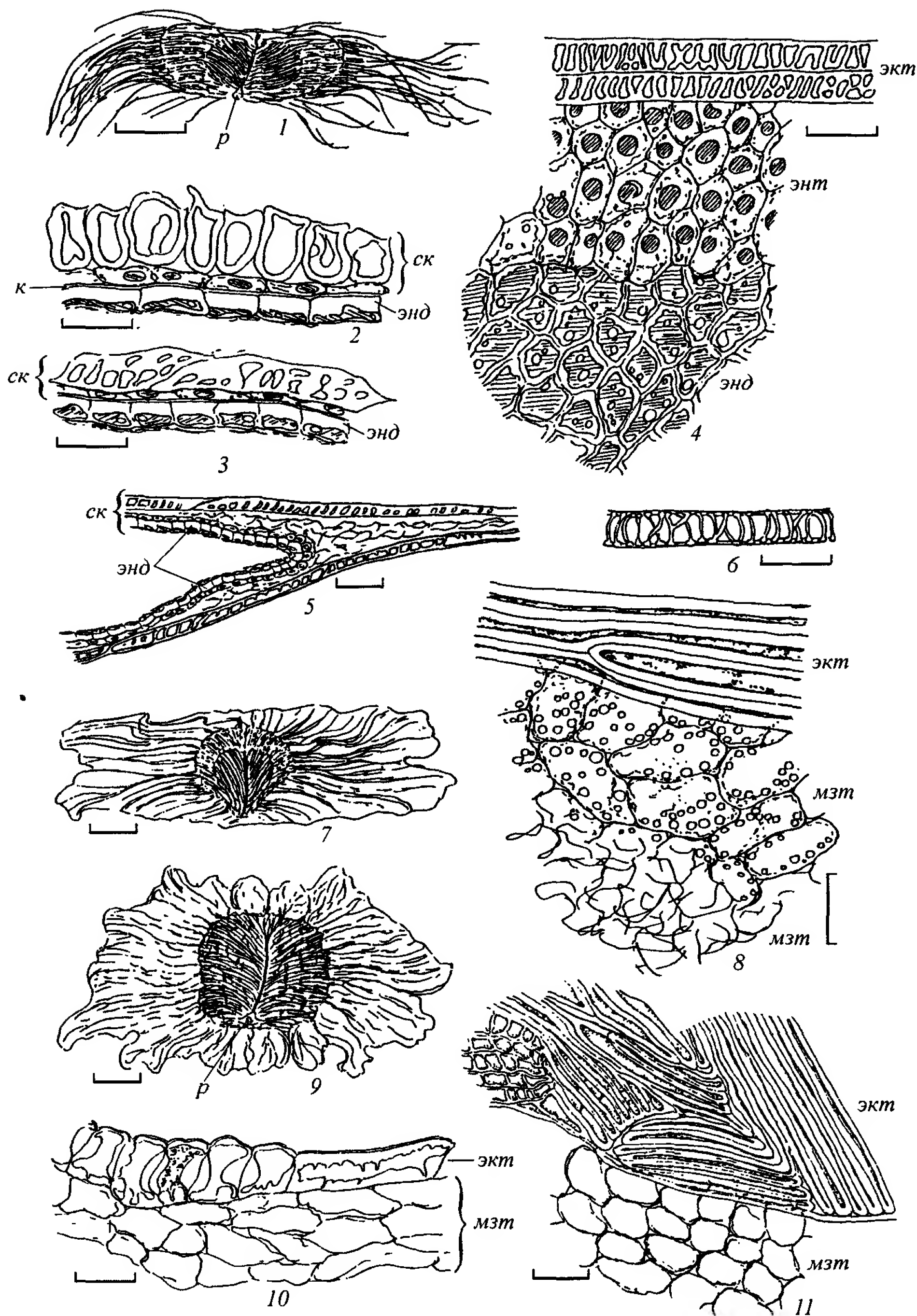


Рис. 3. Строение семенной кожуры и крыла семян трибы *Bignonieae*.

1—6 — *Bignonia salicifolia*: внешний вид семени (*1*), продольный (*2*) и поперечный (*3*) срезы семенной кожуры, экзотеста, эндотеста, эндосперм с поверхности (*4*), основание крыла (*5*), фрагмент волоска (*6*); *7, 8* — *Bignonia rapensis*: внешний вид семени (*7*), экзотеста и мезотеста с поверхности (*8*); *9—11* — *Distictis lactiflora*: внешний вид семени (*9*), продольный срез семенной кожуры (*10*), экзотеста и наружный мезотестальный слой с поверхности (*11*). Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1, 7, 9* — 0.3 см; *2—6, 8, 10, 11* — 0.02 мм.

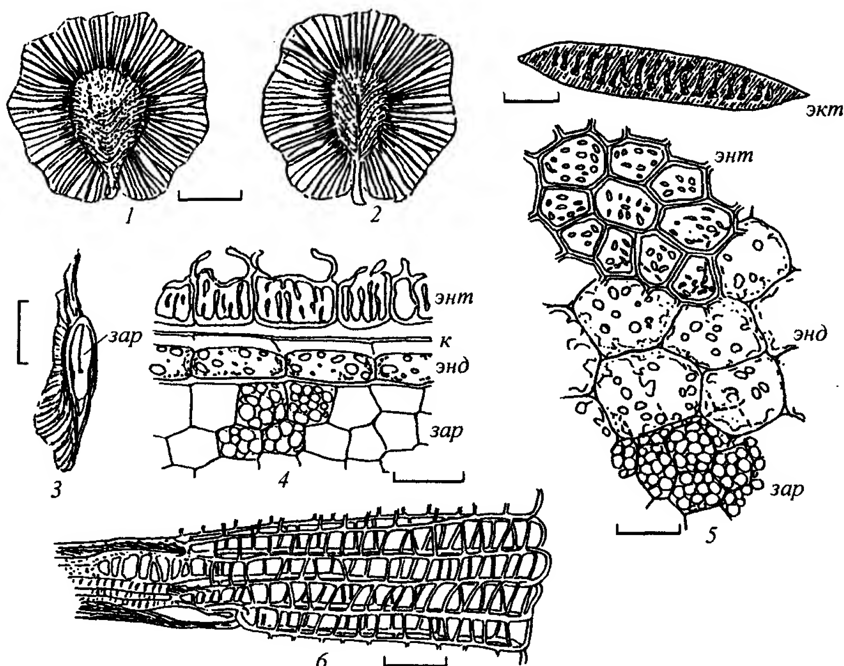


Рис. 4. Строение семенной кожуры и крыла *Eccremocarpus scaber* (триба *Eccremocarpeae*).

1, 2 — внешний вид семян с абаксиальной и адаксиальной сторон, *3* — продольный медианный срез семени, *4* — продольный срез семенной кожуры, *5* — клетки экзотесты, эндотесты, эндосперма и зародыша с поверхности, *6* — край крыла. Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1—3* — 0.1 см; *4—6* — 0.02 мм.

поры (рис. 1, *9*). Стенки экзотесты *Eccremocarpus scaber*, видимо, пропитаны танинами, так как имеют темно-коричневую окраску (рис. 4, *5*), во время резки раскалываются и крошатся. Полость клеток экзотесты обычно прозрачная, гомогенная, редко с мелкими плотными включениями.

Эндотеста состоит из плоских клеток полигональной формы, с тонкими стенками и плотным содержимым, которое на неокрашенных препаратах выглядит монотонно желто-рыжим и заполняет всю клетку (рис. 1, *2*, *4*, *8*, *10*, *13*, *15*, *17*, *19*), у *Bignonia salicifolia* — оно собрано в центре клетки в виде округлых структур с поверхности и овальной формы на срезах (рис. 3, *2—4*), у *Millingtonia hortensis* центральная часть клетки эндотесты, наоборот, пустая при плотной периферии (рис. 2, *2*, *3*). Необычно выглядят клетки эндотесты *Eccremocarpus scaber* — их стенки равномерно утолщены, периклинальные стенки образуют ретикулярные утолщения, полость клеток прозрачная (рис. 4, *4*, *5*). К эндотесте плотно прилегает однослойный эндосперм, из тангенциально сплюснутых клеток, с сильно утолщенной, покрытой кутикулой, наружной периклинальной стенкой (исключением является *Millingtonia hortensis*, у которой число слоев клеток увеличивается до 4, рис. 2, 2).

Мезотестальные слои выявляются у ряда видов. Так, 5-слойная мезотеста характерна для *Incarvillea compacta*, ее периферические слои сохраняются лучше, отдельные их клетки заполнены плотным содержимым, от рыжего до черного цвета (они определяют пятнистость семени) (рис. 1, *1*, *2*). У *Bignonia rapensis* выявляется 2 слоя мезотесты: наружный слой — из интактных клеток с округлыми светлыми включениями, внутренний — из смятых клеток (рис. 3, *8*). От 2 до 6 слоев клеток мезотесты (толстостенных и пустых внутри) можно видеть у *Niedzwedzkia semiretschenskia* (рис. 1, *13*); однослойная мезотеста *Millingtonia hortensis* состоит из очень длинных тонкостенных, пустых, едва заметных клеток, лежащих под прямым углом к клеткам экзотесты (рис. 2, *2*, *3*); 2—4-слойная мезотеста из тонкостенных, обычно смятых, без содержимого клеток характерна для *Distictis lactiflora* (рис. 3, *10*, *11*).

Теста плавно с обеих сторон тела семени переходит в крыло, при этом увеличивается длина клеток экзотесты и происходят некоторые изменения в их строении; увеличивается число слоев клеток мезотесты по краю тела семени и уменьшается по периферии крыла; эндотеста в образовании крыла не участвует. Крыло *Incarvillea compacta* 4-слойное (по 2 слоя с абаксиальной и адаксиальной сторон крыла); наружные экзотестальные слои крыла изменений не обнаруживают, внутренние (мезотестальные) сохраняют плотное содержимое в отдельных клетках (рис. 1, *5*, *6*). 2-слойное экзотестальное крыло характерно для *Incarvillea olgae*, изменения в строении образующих его клеток выражаются в утрате антиклинальными стенками пор (рис. 1, *11*). У *Amphicome arguta* крыло образуется волосками из клеток экзотесты, в результате расщепления последних по ретикулярным утолщениям (рис. 1, *20*). В месте перехода тела семени *Millingtonia hortensis* в крыло увеличивается число слоев мезотесты, появляется слой из толстостенных склеренхимных клеток (рис. 2, *4*); ближе к краю крыла остается 4 слоя — 2 наружных экзотестальных (клетки теряют ретикулярные утолщения, полости клеток выявляют плотные включения) и 2 внутренних мезотестальных из тонкостенных клеток, располагающихся перпендикулярно к наружным (рис. 2, *5—7*); еще ближе к краю крыла мезотестальные слои утрачиваются, а 2-слойная экзотеста изменяется в результате локального расхождения стенок по срединным пластинкам (рис. 2, *8*). Похожее строение клеток экзотесты в аналогичном месте крыла характерно для *Oroxylum* (= *Calosanthes*) *indicum* (Wahl, 1897). По самому краю крыла *M. hortensis* и *O. indicum* такого строения не наблюдается, и клетки выглядят более правильными. У *Bignonia salicifolia* основание крыла (на границе с телом семени) образовано 2 слоями клеток экзотесты и смятыми мезотестальными клетками (рис. 3, *5*); волоски, формирующие само крыло, являются результатом раскалывания клеток экзотесты по срединным пластинкам (рис. 3, *6*). 2-слойное экзотестальное крыло характерно для *Eccremocarpus scaber*, длина его клеток увеличивается в несколько раз, стенки клеток теряют окраску, ретикулярные утолщения становятся тоньше, исчезают плотные включения из полостей клеток; такие клетки чередуются с клетками, заполненными черным содержимым (меланинами) (рис. 4, *6*).

Участие мезотесты в образовании крыла, на границе с телом семени, *Oroxylum* (= *Calosanthes*) *indicum*, *Bignonia discolor*, *Distictis*, *Anemopaegma*, *Tabebuia rosea* (Wahl, 1897; Ghatak, 1956; Mehra, Kulkarni, 1985) согласуется с данными, полученными нами на других видах (*I. compacta*, *M. hortensis*, *B. salicifolia*). Уменьшение числа слоев клеток крыла до одного и определение крыла как однослойного у *Jacaranda mimosaefolia*, *Parmentiera cerifera*, *Tecoma stans*, *Oroxylum indicum* и *Tabebuia rosea* (Govindu, 1950; Ghatak, 1956; Mehra, Kulkarni, 1985) нам кажется ошибочным.

Заключение

Зрелые крылатые, заключенные в коробочки семена *Incarvillea compacta*, *I. olgae*, *Niedzwedzkia semiretschenskia*, *Amphicome arguta*, *Millingtonia hortensis*, *Bignonia salicifolia*, *B. rapensis*, *Distictis lactiflora* и *Eccremocarpus scaber* сем. *Bignoniaceae* обнаруживают однообразное строение семенной кожуры. Над телом семени она тонкая, пленчатая (за редким исключением), из 2—7 слоев клеток. Механический слой представлен экзотестой; эндотеста (за исключением 2 видов) и реже мезотеста также участвуют в ее образовании. Крыло либо периферическое, либо имеются 2 латеральных крыла (у *A. arguta* — апикальное и базальное); они тонкие пленчатые, также экзотестальные, по периферии 2—4-слойные. Вместо сплошного крыла у *A. arguta* и *B. salicifolia* экзотеста представлена волосками: у 1-го вида клетки раскалываются по ретикулярным утолщениям антиклинальных стенок, у 2-го — по срединным пластинкам. Мезотеста участвует в формировании крыла, особенно его основания, по мере движения к середине крыла число ее слоев уменьшается, а по периферии — мезотеста совсем исчезает или сокращается до 2 слоев. Эндотеста в образовании крыла не участвует.

Благодарности

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 99-04-49690).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелина О. П., Хоролсурен Шухер, Проскурина О. Б. К эмбриологии *Incarvillea potaninii* (*Bignoniaceae*) и *Sphaerophysa salsula* (*Fabaceae*) флоры МНР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1248—1261.

Райкова И. А., Пащенко З. М. К цитоэмбриологии недзвецкии // Интродукция и акклиматиз. раст. Ташкент. 1977. Вып. 14. С. 112—120.

Цвелёв Н. Н. Семейство бигнониевые (*Bignoniaceae*) // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5(2). С. 427—431.

Baillon H. E. Bignoniacées // Histoire des plantes. Paris, 1891. T. 10. P. 1—58.

Brouwer W., Stählin A. Handbuch der Samenkunde für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwirtschaft. Frankfurt-am-Main, 1955. 655 S.

Ghatak J. A contribution to the life-history of *Oroxylum indicum* // Proc. Ind. Acad. Sci. B. 1956. Vol. 43. N 1. P. 72—87.

Govindu H. C. Studiea in the embryology of some members of the *Bignoniaceae* // Proc. Ind. Acad. Sci. B. 1950. Vol. 32. N 4. P. 164—178.

Mauritzon J. Etwas über die Embryologie der Bignoniaceen // Bot. Notis. 1935. S. 60—77.

Mehra K. R., Kulkarni A. R. Embryological studies in *Bignoniaceae* // Phytomorphology. 1985. Vol. 35. N 3, 4. P. 239—251.

Schumann K. Bignoniaceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897. Teil. 4. Abt. 3b. S. 203—252.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Wahl C. Vergleichende Untersuchungen über den anatomischen Bau der geflügelten Früchte und Samen // Biblioth. Bot. 1897. H. 40. S. 1—25.

SUMMARY

Results of anatomical-morphological investigations of the seed-coat structure of alate seeds of 9 species from 7 genera of the *Bignoniaceae* family are represented. The monotony of the seed-coat structure is revealed, and its features are described as: membranous, thin (in most cases), the mechanical layer is represented by the exotesta; the wing is also exotestal, with 2—4 cell layers on the periphery.

УДК 581.55 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 5

© В. Ю. Нешатаева, В. А. Демьянов

ЛЕСНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПОЛЯРНОГО УРАЛА В ВЕРХНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ СОБЬ

V. Yu. NESHATAYEVA, V. A. DEMYANOV. FOREST VEGETATION OF POLAR URALS IN UPPER REACHES OF SOB RIVER

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: val@VN1872.spb.edu
Окончательный вариант получен 13.07.2000

Приведена геоботаническая характеристика лесной растительности восточного макросклона Полярного Урала в верхнем течении р. Собь. Разработана эколого-фитоценотическая классификация лесных фитоценозов. Выделено 17 ассоциаций, объединенных в 5 серий ассоциаций, отражающих различные условия местообитания. Составлена схема эколого-фитоценотических рядов для серий лесных ассоциаций исследованного района. Проведено сравнение выделенных синтаксонов с классификационными единицами других авторов.

Ключевые слова: растительность, классификация, ординация, синтаксономия, серии, ассоциации.

Флора и растительность Полярного Урала уже полтора столетия привлекают внимание исследователей. Еще в 1855 г. А. Г. Шренк дал описание флоры и растительности в районе горы Нетью (68° с. ш.), в 1856 г. Ф. И. Рупрехт по материалам, собранным в 1847—1850 гг. участниками Североуральской экспедиции Русского географического общества, опубликовал работу по флоре Полярного, Приполярного и Северного Урала, в которой он рассмотрел вопрос о границе между сибирской и европейской флорами (Ruprecht, 1856). Р. Р. Поле (Поле, 1907, 1915; Pohle, 1908) работал в районе гор Пай-Ер и Егенни-Пай на Полярном Урале. В 1924—1926 гг. Б. Н. Городков проводил геоботанические исследования в верховьях рек Соби, Войкара и Сыни (Городков, 1926а, б; 1929). Он отметил различия между лесным восточным и безлесным западным склонами Полярного Урала, обусловленные неодинаковым количеством осадков в зимний период. В. Б. Сочава (1929) обследовал леса между реками Нелька и Хулга. К. Н. Игошина, начиная с 1930-х годов, проводила исследования растительности горных тундр и редколесий в районе горы Рай-Из в верховьях р. Соби и в других районах Полярного и Приполярного Урала (Андреев и др., 1935; Игошина, 1952, 1960, 1961, 1964). В. Б. Куваевым были получены подробные данные по высотному распределению растений и характеристике растительности Приполярного Урала (Куваев, 1959, 1962, 1980). Большое внимание изучению растительности Полярного Урала уделяли сотрудники Института экологии растений и животных УрО РАН. Так, П. Л. Горчаковским с сотрудниками дана характеристика растительности различных высотных поясов растительности этого района (Горчаковский, 1954, 1956, 1960, 1966, 1975; Горчаковский и др., 1975; Горчаковский, Шиятов, 1985; и др.). С. Г. Шиятовым изучена динамика верхней границы леса (Шиятов, 1964, 1965, 1984, 1986).

Однако до настоящего времени остаются недостаточно изученными особенности строения и распределения лесных формаций и ассоциаций на восточном макросклоне Полярного Урала. До сих пор не установлена граница распространения сосновых лесов, преобладающих на западном макросклоне Уральских гор, и лиственничников, распространенных на восточном макросклоне. Открытым также остается вопрос о северном пределе распространения сомкнутых лесных сообществ на Полярном Урале, недостаточно выяснены причины, ограничивающие распространение хвойных древесных пород в этом районе.

Проведенные нами исследования синтаксономического разнообразия лесных сообществ и закономерностей их размещения на восточном макросклоне Полярного Урала позволяют уточнить схему вертикальной поясности растительности на склонах различных экспозиций, что дает возможность создать более полную картину пространственного распределения растительного покрова региона.

Материалы и методы исследований

Полевые исследования проводили в 1985—1988 гг. в окрестностях полевого стационара «Собь» Первой Полярной комплексной экспедиции Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, расположенного на 129 км ж.-д. Сейда-Лабытнанги, в среднем течении р. Собь, которая прорезает Уральский хребет на широте 67° с. ш. На востоке долина р. Собь выходит в крупноувалистые предгорья, занятые лиственничными редколесьями, на западе, в верховьях реки, господствуют горные тундры. Маршрутные исследования проводили между 110 и 141 км железной дороги.

Полярный Урал в верхнем и среднем течении р. Собь представляет собой систему складчато-глыбовых низких и средних горных хребтов, разделенных продольными впадинами. Широкое распространение имеют мягкие сглаженные формы древнего расчленения равнин — увалы, гряды, холмы (Калецкая и др., 1974). Ширина горной полосы в районе исследований достигает 45 км. Лесные ландшафты занимают нижний ярус среднегорий, низкогорья, предгорья и межгорные депрессии. В геологическом строении этих форм рельефа участвуют эффузивно-осадочные породы ордовика,

силура и девона, палеозойские известняки, глинистые сланцы, песчаники. В речных долинах и межгорных депрессиях леса развиты на четвертичных отложениях различного гранулометрического состава (Макунина, 1974; Геологическая..., 1981). Среднегодовая температура воздуха равна –5.9°— –7.7 °С, осадков выпадает до 698—835 мм в год (Справочник..., 1972).

В районе исследований хорошо выражены 4 высотных пояса растительности: лесной (горно-лесной) — верхняя граница пояса проходит на высотах 200—300 м над ур. м., подгольцовый (пояс редколесий и стлаников) — на высотах 300—450 м над ур. м., горно-тундровый — 450—500 м над ур. м. и пояс холодных гольцовых пустынь — на высотах более 500 м над ур. м. В зависимости от экспозиции склона границы высотных поясов могут меняться. Установлено, что на склонах северной, северо-восточной и восточной экспозиций наблюдается снижение границ высотных поясов растительности (Нешатаева, Ветрина, 1989).

По данным Ю. П. Кожевникова (1996), флора района исследований насчитывает 317 видов высших сосудистых растений (из них в районе 129-го км отмечено 268 видов, в районе 141-го км — 289 видов). Преобладают циркумполярные и циркумбореальные виды, количество сибирских дифференциальных видов выше, чем европейских. Таким образом, флора восточного макросклона Полярного Урала в изученном районе сохраняет свое тяготение к Сибири, что обусловлено как геологическими, так и историческими причинами (Кожевников, 1996). Флора листостебельных мхов в районе стационара охарактеризована И. В. Чернядьевой (1994), фитоценотическая структура лесных и тундровых фитохор подробно описана Б. Н. Нориным (1995).

Исследования проводили методом опорных геоботанических профилей. Было заложено 4 высотных профиля перпендикулярно руслу р. Собь, на которых через каждые 50 м закладывали пробные площади размерами 20 × 20 м для лесных сообществ и редколесий, 10 × 10 м — для кустарниковых, стланиковых, луговых, тундровых и болотных фитоценозов. При маршрутных исследованиях такие же пробные площади закладывали в характерных участках рельефа и в различных условиях местообитания. На каждой пробной площади выполняли полное геоботаническое описание с пересчетом древостоя, определением сомкнутости древесного яруса и подлеска, учетом возобновления. Определяли общее проективное покрытие каждого яруса. Для каждого вида растений кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов определяли высоту, фенофазу, проективное покрытие (%) и жизненность. Для мохово-лишайникового яруса определяли проективное покрытие каждого вида, суммарное покрытие и мощность мохового покрова. На каждой пробной площади определяли высоту над уровнем моря (с помощью авиационного высотомера), экспозицию и крутизну склона, отмечали характер увлажнения, каменистость субстрата и другие особенности местообитания. Всего было выполнено 116 геоботанических описаний.

При камеральной обработке материала применяли метод табличного анализа геоботанических описаний, разработанный на кафедре геоботаники Ленинградского ун-та (Нешатаев Ю. Н., 1987). При анализе распределения растительных сообществ на опорных профилях использовали информационно-логический метод (Пузаченко, Мошкин, 1969), позволяющий установить наиболее вероятные связи сообществ с высотными ступенями, ранее успешно применявшийся для решения подобных задач (Нешатаев, Нешатаева, 1985).

В результате табличной обработки описаний была разработана эколого-фитоценотическая классификация лесных сообществ района исследований. При выделении ассоциаций учитывали видовой состав фитоценозов, соотношение эколого-фитоценотических групп видов и доминантов, особенности структуры сообществ в связи с условиями местообитания, принимали во внимание фитоценотическую замещаемость видов. В пределах ассоциаций выделяли субассоциации и варианты. Субассоциации выделяли по присутствию группы индикаторых видов, отражающих экологическое своеобразие сообществ, относимых к конкретной субассоциации. Варианты различали по доминированию какого-либо вида из эколого-фитоценотической группы видов, свойственной данной ассоциации.

При классификации лесных сообществ в качестве вспомогательной единицы использовали серию ассоциаций в понимании С. Я. Соколова (1962) и Д. Н. Сабурова (1972). Под серией понимали группу сообществ со сходным флористическим составом, соотношением доминантов и эколого-фитоценотических групп видов напочвенного покрова, характеризующих сходные типы местообитаний.

Номенклатура синтаксонов дана в соответствии с Проектом Всесоюзного Кодекса фитоценологической номенклатуры (Нешатаев В. Ю., 1989). Латинские названия сосудистых растений приводятся по С. К. Черепанову (1981), мхов — по Л. А. Абрамовой с соавт. (1961), лишайников — по Определителю... (1971, 1978).

Результаты и обсуждение

Лесные сообщества района исследований образованы лиственницей сибирской (*Larix sibirica*), елью (*Picea obovata*), березой пушистой (*Betula pubescens*) и березой извилистой (*B. tortuosa*). *Betula pubescens*, представляющая собой прямоствольное дерево, образует смешанные древостои с лиственницей и елью в лесном поясе гор. Высота ее достигает 20 м, диаметр ствола — 20—30 см. *Betula tortuosa* — дерево с искривленным стволом, высотой не более 5 м, диаметр ствола не превышает 10 см. Этот вид березы обычно образует чистые сообщества — березовые криволесья, часто порослевого характера, когда из одного корня вырастают 6—10 стволов. Березовые криволесья встречаются в среднем поясе гор и граничат с поясом ольховников. В исследованном районе преобладают смешанные древостои из ели, березы пушистой и лиственницы. Около 50 лет назад леса были пройдены выборочными рубками, при которых изымались ценные породы — лиственница и ель. На месте вырубок развивались вторичные березняки из березы пушистой с примесью хвойных пород. Кое-где сохранились участки коренных лесов, не подвергавшихся рубкам. В связи с этим мы сочли целесообразным использовать в качестве вспомогательного синтаксона серию ассоциаций.

Серии ассоциаций выделяли по видовому составу травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов и соотношению эколого-фитоценотических групп видов, связанных с условиями местообитания. Всего нами выделено 5 серий ассоциаций: чернично-вороничная (Empetroso-myrtillosa), ерниковая (Betulosa nanae), долгомошная (Polytrichosa), гераниевая (Geraniosa) и вейниковая (Geranioso-calamagrostidosa) (табл. 1). Характеристика видового состава серий ассоциаций и флористические различия между сериями показаны в табл. 2. Дифференциация растительности на уровне серий ассоциаций определяется экологическими особенностями местообитаний, прежде всего характером увлажнения и почвенного богатства. Все описанные сообщества встречены в пределах лесного высотного пояса растительности, на высотах от 110 до 200—300 м над ур. м. Далее приведена характеристика выделенных синтаксонов.

I. Серия чернично-вороничная — Empetroso-myrtillosa

Объединяет лиственничники, ельники, березняки и березовые криволесья, характеризующиеся преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе видов эколого-фитоценотической группы черники-вороники. Доминируют *Vaccinium myrtillus* (среднее покрытие 30 %) и *Empetrum nigrum* (12 %). С высокой константностью встречаются *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Betula nana*, *Festuca ovina*. В мохово-лишайниковом ярусе доминирует *Pleurozium schreberi*, встречаются *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Hylocomium splendens*, *Ptilidium ciliare* (табл. 2, 3). Лишайники в сообществах серии встречаются единично, либо отсутствуют. Всего в сообществах серии отмечено 49 видов, в том числе 30 видов сосудистых растений, 10 видов мхов и 11 — лишайников. Сообщества серии встречаются на хорошо дренированных местообита-

ТАБЛИЦА 1

Классификация и синтаксономия лесных сообществ

Серии	Формации			
	Lariceta	Piceeta	Betuleta	Parvo-Betuleta
	Ассоциации и субассоциации			
Empetroso-myrtillosa	Laricetum empetroso-myrtillosa	Piceetum empetroso-myrtillosa	Betuletum empetroso-myrtillosa	Parvo-Betuletum empetroso-myrtillosa; subass. lerchenfeldiosum
Betulosa nanae	Laricetum betulosum nanae	Piceetum betulosum nanae	Betuletum betulosum nanae	Parvo-Betuletum betulosum nanae
Polytrichosa	Laricetum polytrichosum; subass. hylocomiosum	Piceetum polytrichosum; subass. hylocomiosum	—	—
Geraniosa	Laricetum geraniosum	Piceetum geraniosum; subass. dryopteridosum; subass. hylocomiosum	Betuletum geraniosum	Parvo-Betuletum geraniosum
Geranioso-calamagrostidosa	Laricetum geranioso-calamagrostidosum; subass. aconitosum	Piceetum geranioso-calamagrostidosum; subass. aconitosum	Betuletum geranioso-calamagrostidosum	—

ТАБЛИЦА 2

Дифференцирующая синоптическая таблица серий ассоциаций лесов долины р. Собь

Виды	Серии ассоциаций									
	Empetroso-myrtillosa		Betulosa nanae		Polytrichosa		Geraniosa		Calamagrostidosa	
Vaccinium myrtillus	V	34.3	V	13.5	V	17.5	V	18.4	III	3.6
Pleurozium schreberi	V	57.0	V	65.6	IV	12.6	IV	11.2	IV	2.0
Vaccinium vitis-idaea	V	6.5	V	2.2	V	5.3	II	2.1	II	0.4
Polytrichum commune	V	12.0	IV	14.6	V	47.5	V	12.9	III	0.9
Empetrum nigrum	V	12.5	V	2.0	II	0.3	I	1.0	I	0.1
Festuca ovina	IV	1.2	V	0.5	II	0.3	II	1.4	I	0.1
Betula nana	IV	12.3	V	51.1	III	1.5	I	1.0	II	3.9
Vaccinium uliginosum	IV	1.3	V	1.2	—	—	—	—	I	0.1
Poa pratensis	IV	0.6	I	0.1	—	—	I	0.1	—	—
Cladina rangiferina	IV	1.0	IV	1.1	—	—	I	0.1	—	—
C. arbuscula	II	0.4	IV	0.3	—	—	—	—	—	—
Cladonia gracilis	I	0.2	IV	0.7	—	—	I	0.1	—	—
Cetraria islandica	II	0.8	III	0.3	—	—	—	—	—	—
Ptilium crista-castrensis	II	0.3	III	0.3	III	1.0	—	—	II	0.1
Juniperus sibirica	II	1.3	III	0.8	—	—	III	0.4	II	2
Alnus fruticosa	I	0.1	—	—	III	28	I	4.0	II	13.3
Hylocomium splendens	III	6.0	II	5.1	IV	11.4	I	6.0	IV	1.5
Rubus chamaemorus	II	3.1	II	2.1	V	12.5	II	1.6	III	0.8
Carex globularis	II	1.6	II	3.5	V	8.5	II	0.3	II	0.2
Equisetum sylvaticum	I	0.1	—	—	IV	14.3	II	3.8	III	2.6
Milium effusum	I	0.1	—	—	III	7.5	II	4.2	II	1.3
Lycopodium dubium	II	0.8	II	0.2	III	0.8	I	0.4	II	0.3
Luzula parviflora	—	—	I	0.1	III	0.3	I	0.1	—	—
Polemonium acutiflorum	—	—	—	—	III	0.3	I	0.1	III	0.3
Linnaea borealis	III	1.0	III	3.4	III	3.8	IV	3.3	III	0.7
Lerchenfeldia flexuosa	III	1.8	I	0.7	I	0.5	III	2.0	II	0.2
Veratrum oxysepalum	II	0.2	—	—	IV	1.1	V	3.9	V	1.2
Solidago virgaurea	II	0.7	III	0.8	I	0.1	V	7.5	IV	3.3
Trientalis europaea	IV	0.6	III	1.1	III	2.0	V	2.2	V	0.7
Polygonum ellipticum	II	0.2	III	0.4	III	2.6	V	7.3	V	2.5
Rubus arcticus	II	0.4	II	1.8	V	6.0	V	3.3	IV	1.3
Dicranum congestum	I	0.1	I	0.1	III	0.3	II	1.1	IV	0.5
Geranium albiflorum	—	—	—	—	—	—	V	8.7	V	15.3
Chamerion angustifolium	—	—	—	—	—	—	V	5.5	V	2.9
Drepanocladus uncinatus	—	—	—	—	—	—	I	0.1	III	1.6
Brachythecium erythrorhizon	—	—	—	—	—	—	II	0.8	III	0.8
Calamagrostis langsdorffii	—	—	—	—	—	—	II	0.4	V	18.3
Rumex acetosa	—	—	—	—	—	—	II	0.2	IV	0.9
Aconitum excelsum	—	—	—	—	—	—	I	0.2	IV	10.4
Salix phylicifolia	—	—	—	—	—	—	—	—	IV	7.9
Equisetum arvense	—	—	—	—	—	—	—	—	IV	5.3
Viola epipsila	—	—	—	—	—	—	—	—	IV	3.5
Cardamine macrophylla	—	—	—	—	—	—	—	—	IV	3.6
Myosotis caespitosa	—	—	—	—	—	—	—	—	IV	0.8
Saxifraga nelsoniana	—	—	—	—	—	—	—	—	IV	1.0
Rosa acicularis	I	0.1	—	—	—	—	—	—	III	0.3
Dryopteris spinulosa	—	—	—	—	—	—	I	0.1	III	4.4
Ranunculus acris	—	—	—	—	—	—	I	0.1	III	0.4

Виды	Серии ассоциаций									
	Empetroso-myrtillosa		Betulosa nanae		Polytrichosa		Geraniosa		Calamagrostidosa	
Cirsium arvense	—	—	—	—	—	—	—	—	III	0.7
Delphinium elatum	—	—	—	—	—	—	—	—	III	1.6
Galium boreale	—	—	—	—	—	—	—	—	III	2.2
Thalictrum kemense	—	—	—	—	—	—	—	—	III	1.4
Anthriscus aemula	—	—	—	—	—	—	—	—	III	0.4
Pleurospermum uralense	—	—	—	—	—	—	—	—	III	0.6
Angelica sylvestris	—	—	—	—	—	—	—	—	III	0.3
Trollius asiatica	—	—	—	—	—	—	—	—	III	0.3

Примечание. Римскими цифрами обозначены классы константности (встречаемости) видов: I — встречаемость от 1 до 20 %; II — 21—40 %; III — 41—60 %; IV — 61—80 %; V — 81—100 %, арабскими цифрами — среднее проективное покрытие вида в пределах серии.

ниях среднего почвенного богатства. Приурочены к аналогам плакоров на горных склонах слабой (до 5 градусов) крутизны, отмечены на высотах 110—160 м над ур. м.

В пределах серии выделены 4 ассоциации по соотношению доминантов древесного яруса. Сообщества серии указаны для Полярного Урала П. Л. Горчаковским с соавт. (1975) в легенде к карте растительности Урала под названием «еловые и еловые с примесью березы и лиственницы горные леса лишайниково-моховые с травяно-кустарничковым покровом (преобладающие ассоциации: черничные, зеленомошные, голубичные)».

Асс. 1. Piceetum empetroso-myrtillosum — Ельник чернично-вороничный

Средняя сомкнутость древостоя 0.4. Доминирует ель, содоминирует береза пушистая, единично встречается лиственница. Общее покрытие травяно-кустарничкового яруса 40 %, в нем преобладают *Vaccinium myrtillus* (15 %) и *Empetrum nigrum* (10). В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие 85—90 %) доминирует *Pleurozium schreberi* (50—80), обилен *Polytrichum commune* (10—15), лишайники встречены единично (табл. 3). Ассоциация описана с Кольского п-ова (Цинзерлинг, 1932). Сообщества ассоциации указаны для массива Сабля, примыкающего к Ляпинскому Уралу, Ю. Д. Цинзерлингом (1935) под названиями: «еловые леса зеленомошники с преобладанием в травяно-кустарничковом покрове *Vaccinium myrtillus* и *Dryopteris linnaeana*», «ельник хвощево-черничный Piceetum equisetoso-myrtillosum», «ельник-черничник». К. Н. Игошина (1952) приводит для субальпийского пояса Среднего Урала ассоциации: «елово-березовое редколесье чернично-луговиковое с водяникой», «елово-березовое редколесье черничное с малым количеством луговика, ковром из зеленых мхов и таежным мелкотравьем», которые по флористическому составу, соотношению видов и доминантов близки к ельникам чернично-вороничным.

Асс. 2. Laricetum empetroso-myrtillosum — Лиственничник чернично-вороничный

Сомкнутость древесного яруса 0.5, доминирует лиственница, встречаются ель и береза пушистая. Отмечено возобновление ели и березы. В травяно-кустарничковом ярусе (общее покрытие 60 %) содоминируют черника (25) и вороника (20), обильна брусника (10). В составе мохово-лишайникового яруса (покрытие 85 %) преобладает *Pleurozium schreberi* (50), обильны *Polytrichum commune* (15), *P. strictum* (15).

Лишайники единичны (табл. 3). Цинзерлинг (1935) приводит для массива Сабля ассоциацию «лиственничник чернично-луговиковый», Горчаковский с соавт. (1975) указывает для Полярного Урала «лиственничники кустарничково-лишайниково-зеленомошные».

Асс. 3. Betuletum empetroso-myrtillosum — Березняк чернично-вороничный

Сомкнутость древостоя 0.5, доминирует береза пушистая, единично встречаются ель и лиственница. Отмечены подрост ели и лиственницы, возобновление березы. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 40%) преобладают черника (15) и вороника (20). В мохово-лишайниковом ярусе (40%) доминирует *Pleurozium schreberi* (20), обильны *Hylocomium splendens* (10), *Ptilidium ciliare* (10) (табл. 3). Отмечены следы выборочной рубки 40-летней давности: пни лиственницы и ели. Сообщества ассоциации указаны для субальп Среднего Урала (Игошина, 1952) под названиями: «березовое редколесье луговиково-черничное с зелеными мхами» и «березовое редколесье чернично-луговиковое».

Асс. 4. Parvo-Betuletum empetroso-myrtillosum — Березовое криволесье чернично-вороничное

Сомкнутость древесного яруса 0.4, доминирует *Betula tortuosa*, отмечено ее обильное возобновление. В травяно-кустарничковом ярусе (45%) доминирует черника (40), обычна вороника (5). В мохово-лишайниковом ярусе (85%) преобладает *Pleurozium schreberi* (70%), встречаются *Polytrichum commune*, *Ptilium crista-castrensis* и др.; отмечены синузии лишайников *Cladina rangiferina*, *Cetraria islandica*. Для Полярного Урала указаны «березовые редколесья кустарничковые с мохово-лишайниковым покровом» (Горчаковский и др., 1975). П. Л. Горчаковский и С. Г. Шиятов (1985) приводят эту ассоциацию под названием «криволесье из *Betula tortuosa* черничное». В пределах ассоциации выделена одна субассоциация по обилию луговика извилистого.

Субасс. 4.1. Parvo-Betuletum empetroso-myrtillosum subass. lerchenfeldiosum — Березовое криволесье чернично-вороничное луговиковое

В сообществах субассоциации в травяно-кустарничковом ярусе обилен луговик извилистый (*Lerchenfeldia flexuosa*) с покрытием 10%, встречаются также *Calamagrostis langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Solidago virgaurea*, *Veratrum oxysepalum*. Сообщества субассоциации приурочены к относительно богатым местообитаниям. В изученном районе отмечены в окр. станции Собь (117-й км ж. д.). Сообщества субассоциации указаны для субальп Среднего Урала (Игошина, 1952) как ассоциация «березовое редколесье чернично-луговиковое» и для Полярного и Приполярного Урала как «криволесья из *Betula tortuosa* черничные в комбинации с лужайками из *Deshampsia flexuosa*» (Горчаковский, Шиятов, 1985).

II. Серия ерниковая — Betulosa nanae

Включает ельники, лиственничники, березняки и березовые криволесья, характеризующиеся развитым кустарниковым ярусом из *Betula nana* (покрытие 50—80%). В травяно-кустарничковом ярусе с высокой константностью встречаются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Festuca ovina*. В мохово-лишайниковом ярусе преобладают *Pleurozium schreberi* (среднее покрытие 60%) и *Polytrichum commune* (15%), константны *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-cast-*

Ярусы и виды	Серии											
	Empetroso-myrtillosa						Betulosa nanae					
	Номера											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Древесный ярус, сомкнутость	0.7	0.6	0.8	0.4	0.4	0.5	0.3	0.4	0.4	0.4	0.4	0.6
Picea obovata	—	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	+	0.4	—	+
Larix sibirica	0.4	0.1	0.1	—	—	—	—	0.2	0.4	+	—	0.6
Betula pubescens	0.4	0.4	0.8	0.3	0.3	0.4	—	0.1	+	0.3	0.4	0.5
B. tortuosa	—	—	—	—	—	—	0.3	—	—	—	—	—
Sorbus aucuparia	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Salix phylicifolia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. hastata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Кустарниковый ярус, % покрытия	+	2	1	5	—	10	65	50	80	50	50	50
Juniperus sibirica	+	—	—	—	—	1	5	1	+	—	—	—
Rosa acicularis	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Betula nana	5	2	1	5	—	10	60	50	80	50	50	50
Alnus fruticosa	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—
Salix lanata	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—
Травяно-кустарничковый ярус, %	80	80	85	40	25	70	75	80	80	80	60	80
Vaccinium myrtillus	60	60	20	20	20	60	50	15	5	20	1	25
V. vitis-idaea	5	2	30	5	1	1	+	5	+	5	+	+
Empetrum nigrum	—	20	40	10	10	1	+	1	1	10	+	1
Vaccinium uliginosum	+	+	—	1	1	1	1	5	+	+	+	+
Festuca ovina	5	1	2	1	—	+	+	+	1	+	+	+
Poa pratensis	—	—	3	+	+	—	—	—	—	—	—	—
Rubus chamaemorus	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Carex globularis	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Equisetum sylvaticum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lerchenfeldia flexuosa	1	—	—	3	—	10	5	1	—	—	—	—
Linnaea borealis	3	—	1	—	—	—	—	10	—	—	—	—
Milium effusum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lycopodium dubium	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Luzula parviflora	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Polemonium acutiflorum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rubus arcticus	+	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—
Veratrum oxysepalum	+	—	—	+	—	1	+	—	—	—	—	—
Solidago virgaurea	1	—	+	—	—	3	+	—	+	—	—	+
Trientalis europaea	1	—	—	1	—	+	+	—	—	—	—	+
Polygonum ellipticum	+	—	—	1	—	—	—	+	2	—	—	—
Geranium albiflorum	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chamerion angustifolium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Calamagrostis langsdorffii	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Aconitum excelsum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Equisetum arvense	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Viola epipsila	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

долины р. Собь

ассоциаций																
Polytrichosa					Geraniosa					Calamagrostidosa						
описаний																
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
0.5	0.5	0.6	0.5	0.5	0.6	0.7	0.7	0.6	0.4	0.6	0.3	0.5	0.3	0.5	0.3	0.4
0.3	0.2	0.1	0.3	—	0.5	0.1	+	0.2	—	0.1	0.1	+	0.1	0.2	—	0.2
0.1	0.2	0.3	0.2	0.5	+	—	—	+	0.4	0.2	+	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1
0.3	0.4	0.3	0.4	0.1	0.2	—	—	0.6	0.2	0.5	0.2	0.5	0.2	0.3	—	0.2
—	—	—	—	—	—	0.6	0.7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	0.1	—	—	+	—	—	+	—	+	—	—	—	—	+	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	10	20	+	—	30
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	+	+	0.1	20
+	5	10	1	30	5	—	1	+	25	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	1	+	1	—	—	—	1	+	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	1
—	5	—	1	20	+	—	—	—	5	1	—	—	—	—	—	5
1	—	10	—	10	—	—	—	—	20	—	50	—	—	—	60	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—
70	80	70	15	50	75	75	50	70	80	80	60	95	90	80	90	85
40	5	10	15	2	10	40	25	15	2	1	1	+	—	—	—	—
5	+	15	+	—	10	—	—	+	—	+	—	—	—	+	+	1
1	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	—	—	—	+	2	5	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	20	5	15	15	5	—	—	—	3	+	+	—	—	—	—	+
15	2	15	2	+	1	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
2	50	—	5	—	15	—	—	1	—	10	3	5	—	—	—	5
2	5	—	5	—	2	5	3	1	5	1	1	—	—	—	—	—
5	—	10	—	3	10	1	+	5	—	1	3	1	—	—	—	—
—	20	—	10	—	—	—	—	1	15	—	+	—	—	—	—	10
1	—	2	—	—	2	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—
—	+	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	+	—	+	—	—	—	—	+	—	1	+	—	—	+	+	+
1	15	5	3	15	5	5	1	+	5	1	1	5	—	3	+	+
+	2	—	2	—	+	3	5	10	1	5	1	—	+	1	1	1
—	—	+	—	5	10	15	10	+	2	10	15	1	—	1	+	+
1	—	3	—	5	2	3	5	+	+	+	2	1	+	1	+	+
—	—	—	—	—	+	3	3	20	10	10	+	1	3	1	+	1
—	—	—	—	—	+	5	3	20	15	15	5	30	25	25	3	15
—	—	—	—	10	1	+	1	5	20	3	1	3	5	3	+	+
—	—	3	—	—	1	—	1	—	—	10	10	10	10	15	25	30
—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	1	1	40	1	—	50	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	20	3	8	+	1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	3	15	+	+	2	+

Ярусы и виды	Серии											
	Empetroso-myrtillosa						Betulosa nanae					
	Номера											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Cardamine macrophylla	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Saxifraga nelsoniana	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Myosotis caespitosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rumex acetosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dryopteris spinulosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ranunculus acris	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cirsium arvense	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Delphinium elatum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Galium boreale	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Thalictrum kemense	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Anthriscus aemula	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pleurospermum uralense	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Angelica sylvestris	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Trollius asiatica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Carex lapponica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Phleum alpinum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Geum rivale	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Viola biflora	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Мохово-лишайниковый ярус, %	30	95	90	85	90	50	85	85	90	90	90	90
Polytrichum commune	5	10	+	5	10	5	1	5	—	15	10	60
Pleurozium schreberi	15	85	90	70	80	45	80	40	90	80	80	30
Hylocomium splendens	1	—	—	1	+	—	—	40	—	—	+	—
Ptilium crista-castrensis	1	—	—	1	+	—	+	1	—	—	—	—
Cladina rangiferina	+	+	+	1	—	+	5	—	+	2	+	+
C. arbuscula	+	+	+	—	—	—	—	—	+	1	+	+
Cladonia gracilis	—	+	—	—	—	—	+	—	+	3	—	+
Cetraria islandica	—	+	—	+	—	1	+	—	+	+	+	+
Dicranum congestum	5	+	+	—	+	1	—	—	—	+	—	—
Drepanocladus uncinatus	—	—	—	+	—	+	—	+	—	—	—	—
Brachythecium erythrorhizon	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ptilidium ciliare	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—	+	—
Stereocaulon paschale	—	+	—	+	—	—	1	—	—	+	+	—
Cladonia gonecha	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
C. deformis	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—
Polytrichum strictum	3	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladonia cornuta	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—
Peltigera aphthosa	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+
Nephroma arcticum	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	+
Sphagnum girgensohnii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. russowii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Plagiothecium denticulatum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Calliergon cordifolium	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hypnum plicatulum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Brachythecium reflexum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. Виды, встреченные в четырех и менее описаниях (указаны номера описаний и баллы проективного покрытия): *Ledum palustre* — 3 : 5; *Hieracium alpinum* — 6, 7 : +; *Achillea millefolium* — 8 : 1, 26, 27 : +; *Pedicularis* sp. — 8 : +; *Pachypleurum alpinum* — 8 : +; *Calamagrostis epigeios* — 13 : +, 25 : 10; *Gymnocarpium dryopteris* — 16 : 30, 20 : 2; *Stellaria ciliatosepala* — 18, 21 : +; *Trisetum* sp. — 18, 23 : 1; *Orthilia secunda* — 18 : +; *Pyrola minor* — 20 : 1, 23, 27 : +; *Salix pulchra* — 22 : 3; *Lonicera caespitosa* — 27 : 3, 29 : +; *Cerastium* sp. — 23, 28 : +; *Myosotis palustris* — 23, 29 : +; *Petasites frigidus* — 25 : 1; *Chrysosplenium alternifolium* — 25 : 3; *Filipendula ulmaria* — 26 : 5, 27 : 1; *Veronica longifolia* — 26 : 5, 27 : 1; *Lathyrus* sp. — 26, 27 : +; *Poa palustris* — 26 : 15, 27 : 3; *Equisetum pratense* — 26 : +; *Lamium album* — 26 : +; *Carex*

ассоциаций																
Polytrichosa					Geraniosa					Calamagrostidosa						
описаний																
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	20	+	5	5	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	1	+	+	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	5	+	—	—	+
—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	5	+	1	1	—	—	+
—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	1	30	1	—	—	3	—
—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	1	—	+	+	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	3	1	+	+	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	3	—	+	10
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	+	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	1	+	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	+	1	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	+	1	1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—	+
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	+	+	+
—	—	—	—	—	—	1	+	2	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	3	+	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	+	—	+
—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	+	2	+
90	70	80	70	90	80	10	5	80	1	20	5	60	1	15	5	10
25	70	25	70	35	20	3	1	40	+	1	—	1	+	—	5	—
40	+	10	—	55	15	+	—	40	+	1	+	—	—	+	1	—
20	—	25	+	—	—	—	—	—	—	1	+	1	—	5	1	—
1	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	+	—
—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	+	—	+	—	5	—	1	—	—	1	+	—	+	1	+	+
—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	3	+	—	+	—	—	5
—	—	—	—	—	—	3	1	—	—	—	—	—	+	5	+	+
—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	1	+	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	5	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	+	3	—	—	—	3	1	—	—	—	+	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	+	—	—	—	+	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	1	—	+
—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	+

umbrosa — 26, 27 : 5; *Alchemilla* sp. — 26 : 1; *Ribes rubrum* — 18 : 5; *Dicranum elongatum* — 4, 7 : 1, 15 : 5; *Barbilophozia hatcheri* — 2, 10 : +; *Cladina mitis* — 6, 7 : +; *Cetraria cucullata* — 4 : +; *Cladina stellaris* — 2 : +, 10 : 2; *Cetraria laevigata* — 4 : 1, 7 : +; *Cladonia amaurocraea* — 6 : 1, 7 : +; *Cladonia uncialis* —4 : +; *Cetraria nivalis* — 4 : +; *Dicranum majus* — 8, 25 : +, 15 : 5; *Rhizomnium pseudopunctatum* — 18 : 5; *Pohlia cruda* — 18 : 5; *Rhytidiadelphus calvescens* — 18, 27 : 5; *Hylocomium pyrenaicum* — 19 : +; *Rhyzomnium magnifolium* — 23 : 10; *Rhytidiadelphus subpinnatus* — 23 : 3; *Mnium pseudopunctatum* — 25 : 50; *Marchantia polymorpha* — 25 : 1; *Climacium dendroides* — 26 : +; *Mnium spinosum* — 26 : +; *Polytrichum alpinum* — 26 : +.

rensis, *Dicranum* sp. Из лишайников постоянно встречаются *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, однако их покрытие невелико (табл. 3). Всего в сообществах ерниковой серии отмечено 45 видов, в том числе 25 видов сосудистых, 8 видов мхов и 12 — лишайников. Сообщества ерниковой серии ассоциаций, так же как и сообщества чернично-вороничной серии, характеризуются условиями среднего почвенного богатства, но приурочены к менее дренированным местообитаниям. Они являются переходными к сообществам долгомошной серии. Сообщества серии указаны для Полярного Урала (Горчаковский и др., 1975) под названием «березово-еловые (с *Betula pubescens* или *B. tortuosa*) полярноуральские редколесья с подлеском из *Betula nana* кустарничковые с мозаичным лишайниково-моховым покровом». В пределах серии выделены 4 ассоциации по соотношению видов-доминантов древесного яруса.

Асс. 5. Piceetum betulosum nanae — Ельник ерниковый

Сомкнутость древостоя 0.4, доминирует ель, содоминирует береза пушистая, единично встречается лиственница. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 90 %) преобладает ерник (45 %), обильны черника (30) и вороника (15). В моховолишайниковом ярусе (95 %) доминирует *Pleurozium schreberi* (80), обилен *Polytrichum commune* (15). С невысоким покрытием отмечены лишайники *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cladonia gracilis*, *Peltigera aphthosa* и др. Ельники ерниковые не отмечены в лесном поясе гор Северного, Среднего и Южного Урала (Горчаковский, 1954, 1956). Б. Н. Городков (1926а, б) указывает для верхнего течения р. Соби смешанные елово-лиственничные леса с подлеском из *Betula nana* и высоким обилием черники.

Асс. 6. Laricetum betulosum nanae — Лиственничник ерниковый

Сомкнутость древостоя, 0.4, преобладает лиственница, встречаются ель и береза пушистая. Отмечен подрост лиственницы, ели и березы. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 75 %) преобладает ерник (50 %), обильна черника (15), константны *Linnaea borealis*, *Rubus chamaemorus*, *Polygonum ellipticum*, *Festuca ovina*. Среднее покрытие мохово-лишайникового яруса 60 %, в нем преобладают *Pleurozium schreberi*, встречаются *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*. Лишайники отмечены единично. Сообщества ассоциации указаны для массива Сабля (Цинзерлинг, 1935) как «лиственничник чернично-луговиковый с подлеском из *Betula nana*» и для Полярного и Приполярного Урала под названием «лиственничные леса и редколесья с подлеском из *Betula nana*, мохово-лишайниковым и кустарничковым напочвенным покровом» (Горчаковский и др., 1975).

Асс. 7. Betuletum betulosum nanae — Березняк ерниковый

Сомкнутость древостоя 0.4, доминирует береза пушистая, единично встречается ель. Сообщества производные на месте ельников: отмечены следы рубок, многочисленные пни ели. Имеется обильное возобновление ели и березы. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 60 %) преобладает ерник (55 %), покрытие черники невелико — до 5 %, прочие кустарнички встречаются единично, травы отсутствуют (табл. 3). В мохово-лишайниковом ярусе (общее покрытие 95 %) преобладает *Pleurozium schreberi* (70 %) обилен *Polytrichum commune* (25), константны *Ptilidium ciliare*, *Hylocomium splendens*, лишайники встречаются единично. Сообщества ассоциации представляют собой стадию восстановительной сукцессии на месте ельников,

пройденных выборочными рубками. Указаны для Полярного и Приполярного Урала (Горчаковский и др., 1975).

Асс. 8. Parvo-betuletum betulosum nanae — Березовое криволесье ерниковое

Сомкнутость древесного яруса 0.2—0.3, доминирует *Betula tortuosa*, встречаются единичные экземпляры ели. Отмечено обильное возобновление березы. В травяно-кустарничковом ярусе (среднее покрытие 85 %) преобладают ерник (45 %) и черника (40), константы *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Festuca ovina*, *Trientalis europaea*. В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие 85—90 %) доминирует *Pleurozium schreberi* (70—80 %), встречаются *Polytrichum strictum*, *P. commune*, *Dicranum* sp., отмечены лишайники *Cladina rangiferina* (до 5 %), *Cetraria laevigata*, *C. islandica*, *Cladonia cornuta*, *Stereocaulon paschale* и др. Сообщества ассоциации встречаются на тех же высотах (120—140 м над ур. м.), что и остальные ассоциации серии, на ровных участках или в небольших депрессиях на склонах. Они, так же как и прямоствольные березняки ерниковой серии ассоциаций, являются производными сообществами на месте ельников на щебнистых почвах. Для Полярного Урала эта ассоциация указана под названием «елово-березовые (из *Betula tortuosa*) криволесья с подлеском из *Betula nana* кустарничковые с мозаичным лишайниково-моховым покровом» (Горчаковский и др., 1975).

III. Серия долгомошная — Polytrichosa

Объединяет еловые и лиственничные леса с преобладанием в травяно-кустарничковом и мохово-лишайниковом ярусах видов долгомошной эколого-фитоценотической группы: *Rubus chamaemorus*, *Carex globularis*, *Rubus arcticus*, *Polytrichum commune*. Константны также *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Pleurozium schreberi*. В подлеске часто встречаются *Alnus fruticosa* и *Betula nana*. В мохово-лишайниковом ярусе (среднее покрытие 75 %), преобладают *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, встречаются *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum* sp. Лишайники единичны. В сообществах долгомошной серии отмечено 50 видов, из них 31 вид сосудистых растений, 16 видов мхов и 3 вида лишайников (табл. 3). Сообщества серии встречаются на слабо дренированных местообитаниях с признаками застойного увлажнения. Приурочены к высотам 150—200 м над ур. м., склонам Ю и ЮЗ экспозиции.

Асс. 9. Piceetum polytrichosum — Ельник долгомошный

Сомкнутость древостоя 0.4—0.6. Доминирует ель, встречаются лиственница, береза пушистая, рябина (*Sorbus aucuparia*). Отмечен подрост ели, лиственницы и березы. В травяно-кустарничковом ярусе (среднее покрытие 70 %) доминирует черника (30 %), обильна морошка *Rubus chamaemorus* (15 %). С высокой константностью встречаются *Carex globularis*, *Geranium albiflorum*, *Chamerion angustifolium*, *Veratrum lobelianum*, *Luzula multiflora*. Сообщества ассоциации указаны для Полярного и Приполярного Урала (Горчаковский и др., 1975) под названием «ельники (с березой) долгомошные травяно-кустарничковые». Ассоциация представлена в районе исследований 2 субассоциациями.

Субасс. 9.1. Piceetum polytrichosum subass. typicum

Характеризуется абсолютным доминированием в мохово-лишайниковом ярусе *Polytrichum commune* (покрытие 75 %). Эта субассоциация, которая была описана в

Печорском крае Ф. В. Самбуком (1932), указана П. Д. Горчаковским и др. (1975) для Полярного Урала в ранге ассоциации под названием «ельники чернично-долгомошные».

Субасс. 9.2. Piceetum polytrichosum subass. hylocomiosum

Отличается высоким проективным покрытием *Hylocomium splendens* (до 35—50 %). Сообщества субассоциации являются переходными к зеленомошным ельникам.

Асс. 10. Laricetum polytrichosum — Лиственничник долгомошный

Сомкнутость древесного яруса 0.5—0.7, доминирует лиственница, встречается береза пушистая. Отмечено многочисленное возобновление березы. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 75 %) обильны кустарнички, *Rubus chamaemorus* (5 %), *Carex globularis* (5—15 %). Константны *Vaccinium uliginosum*, *Chamerion angustifolium*, *Festuca ovina*, *Solidago virgaurea*. В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие 70 %) преобладают *Polytrichum commune* и *Pleurozium schreberi*, иногда обильны *Hylocomium splendens*, *Dicranum* sp. Сообщества ассоциации указаны Ю. Д. Цинзерлингом (1935) для массива Сабля под названием «лиственничник чернично-луговиковый с обильным *Polytrichum commune*».

IV. Серия гераниевая — Geraniosa

Серия включает сообщества ельников, лиственничников, березняков и березовых криволесий с преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе видов эколого-фитоценотической группы герани: *Geranium albiflorum*, *Solidago virgaurea*, *Polygonum ellipticum*, *Chamerion angustifolium*. В сообществах серии константны также *Linnaea borealis*, *Vaccinium myrtillus*, *Rubus arcticus*, *Veratrum oxysepalum*, *Rumex acetosa* и др. В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие 25—50 %) константны *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum* sp. Лишайники отсутствуют (табл. 2). В сообществах гераниевой серии отмечено 58 видов, в том числе 41 вид сосудистых растений, 14 видов мхов и 3 вида лишайников. Сообщества гераниевой серии встречаются в относительно богатых условиях местообитания с признаками проточного увлажнения. Приурочены преимущественно к склонам Ю, ЮЗ, З экспозиций крутизной до 10—15 градусов и к высоким надпойменным террасам долины р. Собь. Встречаются на высотах 120—150 м над ур. м. К сообществам гераниевой серии мы относим указанные для Полярного Урала П. Л. Горчаковским и С. Г. Шиятовым (1985) «березово-еловые мелколесья разнотравно-злаковые и вейниково-разнотравные».

Асс. 11. Piceetum geraniosum — Ельник гераниевый

Сомкнутость древесного яруса 0.4. Ярус образован елью с примесью березы пушистой. Единично отмечена лиственница. В подлеске встречается ольховник *Alnus fruticosa*. В травяно-кустарничковом ярусе (среднее покрытие 45 %) доминирует *Solidago virgaurea* (15 %), обильны *Linnaea borealis*, *Equisetum sylvaticum*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Geranium albiflorum*. Иногда обилен *Dryopteris carthusiana* (до 30 %). Мохово-лишайниковый ярус обычно разрежен (до 10 %). К сообществам этой ассоциации относится также ассоциация «еловые редколесья мужеско-папоротниковые», описанная К. Н. Игошиной (1952) в субальпийском поясе Среднего Урала. По наличию сомкнутого мохового яруса в пределах ассоциации мы выделяем одну субассоциацию.

Субасс. 11.1. Piceetum geraniosum subass. hylocomiosum — Ельник гераниевый зеленомошный

Сообщества субассоциации отличаются развитым моховым покровом (покрытие до 80 %), в котором доминирует *Hylocomium splendens* (30 %), обильны *Pleurozium schreberi*, *Dicranum* sp. Встречаются *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus calvescens*, *Brachythecium reflexum*, *Pohlia* sp., *Mnium* sp. В сообществах субассоциации древесный ярус имеет довольно высокую сомкнутость (0.6—0.7). Вероятно, это является одной из причин развития здесь сомкнутого мохового покрова.

Асс. 12. Laricetum geraniosum — Лиственничник гераниевый

Сомкнутость древесного яруса 0.5. Доминирует лиственница, в виде примеси встречаются береза пушистая и ива (*Salix phylicifolia*). В подлеске отмечен ольховник (*Alnus fruticosa*). В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 85 %) доминирует *Geranium albiflorum* (20 %), содоминируют *Polygonum ellipticum*, *Veratrum oxysepalum*, *Aconitum excelsum*, обилен ерник *Betula nana* (среднее покрытие 20 %). В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие до 10 %) встречаются *Pleurozium schreberi*, *Drepanocladus uncinatus*, *Hylocomium splendens*. Лишайники отсутствуют. Сообщества ассоциации являются переходными к сообществам ерниковой серии. Указаны для Северного Урала под названием «лиственничники с примесью березы с развитым травяным покровом, участием *Deshampsia flexuosa*, *Polygonum bistorta*, *Veratrum lobelianum*» (Горчаковский и др., 1975).

Асс. 13. Betuletum geraniosum — Березняк гераниевый

Сомкнутость древесного яруса 0.5—0.6, преобладает береза пушистая, в виде примеси присутствуют ель и лиственница. Отмечен подрост ели и березы. Сообщество производное, возникшее на месте елово-лиственничного леса, пройденного рубкой. Отмечены следы выборочной рубки, старые пни ели и лиственницы. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 75 %) доминируют *Geranium albiflorum*, *Polytrichum ellipticum*, встречаются *Veratrum oxysepalum*, *Chamerion angustifolium*, *Equisetum arvense*, *Rubus arcticus*, *Solidago virgaurea*. Из мхов обильны *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune* (покрытие 20 %). Лишайники отмечены единично.

Асс. 14. Parvo-Betuletum geraniosum — Березовое криволесье гераниевое

Сомкнутость древостоя 0.7—0.8, по составу — практически чистый березняк из *Betula tortuosa*, в котором иногда встречаются невысокие ели. Отмечено возобновление березы извилистой. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium myrtillus* (25—40 %), содоминирует *Solidago virgaurea* (10 %), константны *Geranium albiflorum*, *Viola biflora*, *Rumex acetosa*, *Veratrum oxysepalum*, *Polygonum ellipticum*, *Chamerion angustifolium*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*. Мохово-лишайниковый ярус разрежен (покрытие до 5 %), единично встречены *Polytrichum commune*, *Brachythecium reflexum*. Сообщества ассоциации указаны для Полярного Урала (Горчаковский и др., 1975) под названием «березовые (из *Betula tortuosa*) высокотравные криволесья с *Geranium albiflorum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Veratrum lobelianum*».

V. Серия вейниковая — Geranioso-calamagrostidosa

Объединяет ельники, лиственничники и прямоствольные березняки из *Betula pubescens*, в травяно-кустарничковом ярусе которых преобладают виды эколого-фитоценотических групп герани и вейника: *Calamagrostis langsdorffii*, *Geranium albiflorum*, *Polygonum ellipticum*, *Chamerion angustifolium*, *Aconitum excelsum*, *Equisetum arvense*, *Saxifraga nelsoniana*, *Thalictrum kemense*, *Cardamine macrophylla*, *Pleurospermum uralense*. Константны также *Viola epipsila*, *V. biflora*, *Polemonium boreale*, *Rumex arcticus*, *Delphinium elatum*, *Solidago virgaurea* (табл. 2). Моховой ярус разрежен, единично встречаются *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*, *Ptilidium ciliare*, *Dicranum* sp. Лишайники практически отсутствуют. Всего в сообществах вейниковой серии встречен 51 вид, в том числе 38 видов сосудистых растений, 12 видов мхов, 1 вид лишайников. Сообщества серии приурочены к относительно богатым местообитаниям с признаками проточного увлажнения. Встречаются в долине р. Соби на надпойменных террасах, в присклоновых понижениях. В пойме сменяются высокотравными и вейниковыми тальниками и кустарниками из *Salix hastata*, *S. phylicifolia*, *S. dasyclados*. Сообщества серии отмечены на высотах 110—200 м над ур. м., приурочены к ровным или слабонаклонным участкам рельефа.

Асс. 15. Piceetum geranioso-calamagrostidosum — Ельник гераниево-вейниковый

В древесном ярусе (сомкнутость 0.5) доминирует ель, встречаются береза пушистая и лиственница. В подлеске отмечена ива (*Salix phylicifolia*). Встречается подрост ели и березы. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 65 %) доминируют *Calamagrostis langsdorffii* (20 %) и *Geranium albiflorum* (20 %). С высокой константностью встречаются *Rubus arcticus*, *Trientalis europaea*, *Chamerion angustifolium*, *Solidago virgaurea*, *Polygonum ellipticum*, *Veratrum oxysepalum*, *Viola epipsila*, *Polemonium boreale*. Моховой ярус разрежен, отмечены *Brachythecium reflexum*, *Dicranum* sp., *Pohlia* sp. Сообщества ассоциации описаны в субальпийском поясе Среднего Урала под названием «разнотравно-вейниковые (из вейника Лангсдорфа) еловые редколесья на влажных местообитаниях» (Игошина, 1952).

Асс. 16. Laricetum geranioso-calamagrostidosum — Лиственничник гераниево-вейниковый

Сомкнутость древесного яруса 0.3, доминирует лиственница, встречаются ель, береза пушистая, рябина. Отмечено возобновление березы. В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 75 %) содоминируют *Calamagrostis langsdorffii* (15 %) и *Geranium albiflorum* (15 %), с высокой константностью встречаются *Veratrum oxysepalum*, *Aconitum excelsum*, *Equisetum arvense*, *Saxifraga nelsonniana*, *Pleurospermum uralense*, *Delphinium elatum*, *Cardamine macrophylla*, *Thalictrum kemense*. Моховой ярус крайне разрежен (покрытие не более 1—2 %). Сообщества ассоциации указаны для Северного Урала под названием «лиственничные с примесью березы горные леса с развитым травяным покровом с участием *Valeriana capitata*, *Pachypleurum alpinum*, *Allium schoenophrasum*» (Горчаковский и др., 1975).

Асс. 17. Betuletum geranioso-calamagrostidosum — Березняк гераниево-вейниковый

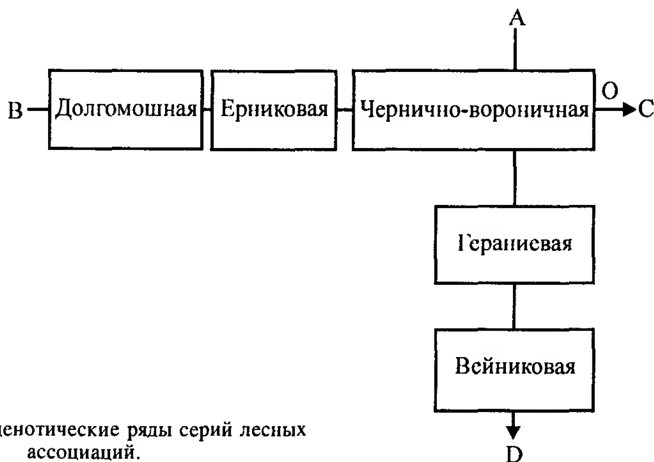
Сомкнутость древесного яруса 0.5, доминирует береза пушистая, встречаются единичные экземпляры ели и лиственницы. Под пологом древесного яруса развит подлесок из ивы (*Salix phylicifolia*) сомкнутостью до 0.2. Отмечено обильное возобновление березы. Травяно-кустарничковый ярус (покрытие до 100 %) образован рядом содоминирующих видов: *Geranium albiflorum* (25 %), *Aconitum excelsum* (25),

Cardamine macrophylla (20), *Equisetum arvense* (15), *Calamagrostis langsdorffii* (15). Среди мхов отмечено высокое покрытие *Mnium* sp. (до 50—60 %). Сообщества ассоциации приурочены к влажным местообитаниям с признаками проточного увлажнения, встречаются в понижениях.

Заключение

В результате проведенных исследований установлено, что фитоценотическое разнообразие лесных сообществ в окрестностях стационара «Собь» представлено 17 ассоциациями, объединенными в 5 серий, приуроченных к различным условиям местообитания. Построена схема эколого-фитоценотических рядов для серий лесных ассоциаций (см. рисунок). В связи с климатическими и геоморфологическими особенностями района исследований в пределах лесного пояса не выражены группа сухих и бедных местообитаний (ряд OA) и группа богатых местообитаний (ряд OC). Сухие и бедные местообитания в изученном районе занимают сообщества подгольцовых кустарников (на высотах 300—450 м над ур. м.) и горных тундр (на высотах более 450 м). Богатые нормально дренированные местообитания в районе исследований не встречены. Центральной группой лесных сообществ на схеме эколого-фитоценотических рядов являются сообщества чернично-вороничной серии, приуроченные к хорошо дренированным местообитаниям со средними условиями почвенного богатства. При недостаточной дренированности местообитаний среднего почвенного богатства встречаются сообщества ерниковой серии ассоциаций. К слабодренированным условиям местообитания с выраженными явлениями застойного увлажнения приурочены сообщества долгомошной серии ассоциаций (ряд OB). При увеличении степени застойного увлажнения на террасах горных склонов встречаются осоково-моховые болота. При увеличении почвенного богатства в местообитаниях с признаками проточного увлажнения (ряд OD) встречаются сообщества гераниевой серии. При выраженном проточном увлажнении в относительно богатых местообитаниях отмечены сообщества вейниковой серии ассоциаций, которые приурочены преимущественно к надпойменным террасам долины р. Собь, но также могут встречаться в долинах ручьев и в присклоновых понижениях при выклинивании грунтовых вод. При увеличении степени проточного увлажнения в долине р. Собь встречаются пойменные тальники и сообщества кустарниковых ивняков, которые в настоящей работе не рассматриваются.

По данным информационно-логического анализа, на нижнем пределе распространения лесной растительности (менее 150 м над ур.м.) встречаются преимущественно



Эколого-фитоценотические ряды серий лесных ассоциаций.

ельники гераниевые, ельники чернично-вороничные и лиственничники гераниевые, реже — березняки (из *Betula pubescens*) ерниковые и долгомошные. На высотах 150—300 м над ур. м. встречаются ельники долгомошные, лиственничники долгомошные и ерниковые, а также березняки (из *Betula pubescens*) чернично-вороничные. На высотах более 300 м над ур. м., на верхнем пределе распространения лесных сообществ, отмечены березовые криволесья (из *Betula tortuosa*), встречаются также лиственничные редколесья, которые в данной статье не обсуждаются. Сообщества вейниковой серии ассоциаций встречены преимущественно на высотах 110—200 м над ур. м.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность Ю. П. Кожевникову, И. В. Чернядьевой, А. А. Добрышу (БИН), оказавшим большую помощь в определении гербария сосудистых растений, мхов и лишайников, научному руководителю экспедиции Б. Н. Норину за конструктивное обсуждение работы, начальнику экспедиции Л. И. Китсингу, а также студентам С.-Петербургского гос. ун-та Е. В. Ветриной и М. Ю. Архипову, участвовавшим в сборе и обработке материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л. А., Савич-Любицкая Л. А., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 714 с.

Андреев В. Н., Игошина К. Н., Лесков А. И. Оленьи пастбища и растительный покров Полярного Приуралья // Сов. оленеводство. 1935. № 5. С. 171—406.

Геологическая история Урала. Свердловск, 1981. 116 с.

Городков Б. Н. Полярный Урал в верхнем течении рек Соби и Войкара // Изв. АН СССР. 1926а. Т. 20. № 9. С. 745—766.

Городков Б. Н. Полярный Урал в верхнем течении реки Соби // Тр. Бот. музея АН СССР. 1926б. Т. 19. С. 1—74.

Городков Б. Н. Полярный Урал в верховьях Войкара, Сыни и Ляпина // Матер. Комиссии экспедиционных исследований АН СССР. Сер. Уральская, 1929. Вып. 7. С. 1—31.

Горчаковский П. Л. Лесная растительность подгольцового пояса Урала // Сб. тр. по лесному хозяйству. Свердловск, 1954. Вып. 2. С. 15—65.

Горчаковский П. Л. Важнейшие типы горных еловых и сосновых лесов южной части Среднего Урала // Сб. тр. по лесному хозяйству. Свердловск, 1956. Вып. 3. С. 7—50.

Горчаковский П. Л. Опыт ботанико-географического подразделения высокогорий Урала // Проблемы ботаники. М.; Л., 1960. Вып. 5. С. 32—46.

Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. 1966. Вып. 48. С. 1—271.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М., 1975. 283 с.

Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М., 1985. 208 с.

Горчаковский П. Л., Грибова С. А., Исаченко Т. И. и др. Растительность Урала на новой геоботанической карте // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 10. С. 1385—1400.

Игошина К. Н. Растительность субальп Среднего Урала // Тр. БИН АН СССР. 1952. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 8. С. 289—354.

Игошина К. Н. Особенности растительности некоторых гор Урала в связи с характером горных пород // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 4. С. 533—546.

Калецкая М. С., Сигов А. П., Загорский Н. Г. Урал, Пай-Хой, Новая Земля // Горные страны Европейской части СССР и Кавказ. Геоморфология СССР. М., 1974. С. 227—289.

Кожевников Ю. П. Растительный покров Северной Азии в исторической перспективе. СПб., 1996. 393 с.

Куваев В. Б. К характеристике растительности Приполярного Урала // Матер. по классификации растительности Урала. Свердловск, 1959. С. 56—59.

Куваев В. Б. К геоботанической характеристике Приполярного Урала // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. 1962. Т. 28. Вып. 1. С. 39—43.

Куваев В. Б. Закономерности высотного распределения растений на Приполярном Урале // Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. Свердловск, 1980. С. 11—37.

Макунина А. А. Ландшафты Урала. М., 1974. 152 с.

Нешатаев В. Ю. Проект Всесоюзного кодекса фитоценологической номенклатуры. Л., 1989. 22 с.

Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л., 1987. 192 с.

Нешатаев Ю. Н., Нешатаева В. Ю. Закономерности размещения сообществ *Pinus pumila* (*Pinaceae*) в Кроноцком заповеднике // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 382—389.

Нешатаева В. Ю., Ветрина Е. В. Закономерности высотного размещения растительности на юге Полярного Урала // Изучение, охрана и рациональное использование природных ресурсов. Тез. конф. Уфа, 1989. Т. 1. С. 57.

Норин Б. Н. Фитоценотическая структура лесных и тундровых фитохор Полярного Урала // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 10. С. 30—54.

Определитель лишайников СССР. Вып. 1—5. Л., 1971—1978. Вып. 1. 1971. 411 с.; вып. 2. 1974. 283 с.; вып. 3. 1975. 275 с.; вып. 4. 1977. 343 с.; вып. 5. 305 с.

Поле Р. Р. Материалы для познания флоры северной России // Изв. Санкт-Петербургского бот. сада. 1907. Т. 7. Вып. 1. С. 27—36.

Поле Р. Р. Материалы для познания растительности северной России. Т. 1. К флоре мхов северной России // Тр. Имп. бот. сада. 1915. Т. 33. Вып. 1. С. 1—148.

Пузаченко Ю. Г., Мошкин А. В. Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях // Медицинская география. 1969. Вып. 3. С. 50—72.

Сабуров Д. Н. Леса Пинеги. Л., 1972. 173 с.

Самбук Ф. В. Печорские леса (Геоботанический очерк) // Тр. Бот. музея АН СССР. 1932. Вып. 24. С. 63—250.

Соколов С. Я. Таксономия лесных ассоциаций // Проблемы ботаники. М.; Л., 1962. Вып. 6. С. 110—123.

Сочава В. Б. Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги // Тр. Бот. музея АН СССР. 1929. Вып. 21. С. 1—78.

Справочник по климату СССР. Омск, 1972. Вып. 17. Ч. 1. 347 с.

Цинзерлинг Ю. Д. Очерк растительности массива Сабля // Тр. ледниковых экспедиций. 1931. Вып. 4. С. 1—12.

Черепанов С. К. Сосудистые растения флоры СССР. Л., 1981. 510 с.

Чернядьева И. В. Флора листостебельных мхов окрестностей стационара «Собь» (Полярный Урал) // Arctoa. 1994. Т. 3. С. 133—138.

Шиятов С. Г. Динамика верхней границы леса на восточном склоне Полярного Урала (бассейн р. Соби): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1964. 25 с.

Шиятов С. Г. Возрастная структура и формирование древостоев лиственничных редколесий на верхней границе леса в бассейне р. Соби (Полярный Урал) // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. 1965. Вып. 42. С. 81—96.

Шиятов С. Г. Опыт реконструкции динамики верхней границы леса на Полярном Урале за последнее тысячелетие // Всесоюз. конф. «Растительный покров высокогорий и проблема арктоальпийских флористических связей». Тез. докл. Апатиты, 1984. С. 38—39.

Шиятов С. Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М., 1986. 136 с.

Pohle R. Die Vegetationsbilder aus Nordrussland // Vegetationsbilder. 1908. Bd 5. Hf 3—5. S. 16—33.

Ruprecht F. J. Flora boreali-Uralensis // Der nordliche Ural und das Kustengebirge Pai-Choi, untersucht und beschrieben von einer in den Jahren 1847—1848 und 1850 dürch die k.-russ. geogr. Gesellschaft ausgerusteten Expedition. St. Petersburg, 1856. Bd 2. S. 7—138.

SUMMARY

The forest communities at the upper reaches of the Sob River, on the eastern slope of the Polar Urals were studied by means of sample plots 20 × 20 m located along the transects from the Sob river up to the mountain tundra belt. Five types of forest community sites were distinguished according to the relief, altitude, slope exposition, drainage and soil fertility. Every type of sites was characterized by its specific diagnostic species group. The classification of the forest communities, based on the ecological-phytocoenological approach, was elaborated. 17 associations were established according to dominant species and diagnostic species, and united into 5 series corresponding to different sites. The ordination scheme for the series of associations was compiled.

УДК 581.132.036:582.581.1 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 5

© В. К. Курец, Э. Г. Попов, С. Н. Дроздов, М. И. Сысоева

ТЕМПЕРАТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ НЕТТО-ФОТОСИНТЕЗА *OXYRIA DIGYNA* (*POLYGONACEAE*)

V. K. KURETS, E. G. POPOV, S. N. DROZDOV, M. I. SYSOYEVA. TEMPERATURE CHARACTERISTICS OF NET PHOTOSYNTHESIS OF *OXYRIA DIGYNA* (*POLYGONACEAE*)

Институт биологии КНЦ РАН
185610 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Поступила 06.03.2001

В лабораторных условиях исследованы температурные зависимости нетто-фотосинтеза отделенного листа и интактного растения *Oxyria digyna* от освещенности и температур воздуха и почвы. Показано, что при насыщающем уровне света максимум газообмена листа наблюдается при температуре 21 °С, а максимум газообмена интактного растения — при температуре почвы около 10 °С и температуре воздуха 16 °С, значения которых близки к средним температурам вегетационного сезона места естественного обитания вида.

Ключевые слова: *Oxyria digyna*, нетто-фотосинтез, освещенность, температуры воздуха и почвы.

Согласно концепции максимальной продуктивности (Тооминг, 1977) при адаптации видов к условиям среды обитания, CO_2-газообмен стремится к максимально возможному уровню. Наибольший интерес в этом плане представляют растения экстремальных местообитаний и, в частности, Крайнего Севера. Температуры вегетационного периода тундрового пояса Хибин сильно ограничивают фотосинтез растений, поскольку для этого процесса оптимальны температуры 15—25 °С (Ледяйкина, Герасименко, 1983). Интегральным показателем является нетто-фотосинтез интактного растения, что показано в теоретической модели фотосинтеза растительного покрова (Росс, Бихеле, 1969).

Нетто-фотосинтез интактного растения является суммой фотосинтеза, фотодыхания и темнового дыхания всех листьев, черешков, стеблей и темнового дыхания подземных органов и корневой системы.

Задача работы — исследование температурных характеристик нетто-фотосинтеза отделенного листа и интактного растения *Oxyria digyna* L. 1-го года вегетации в зависимости от освещенности и их сопоставление с температурными условиями Хибин — одного из мест обитания этого вида.

Материал и методика

Нетто-фотосинтез отделенных листьев определяли в установке для исследования CO_2-газообмена Полярно-Альпийского ботанического сада-института, оснащенной оптико-акустическим газоанализатором ОА-5501 (Россия). Образцы листьев отбирали в естественных местах обитания на высоте 375 м над ур. м. в фазе начала цветения и в термо-гигростатированных боксах переносили в лабораторию, где снимали температурные и световые кривые в пределах температур 0—30 °С и освещенностей 2—92 клк (Марковская, Курец, 1986).

Интактные растения выращивали при освещенности 10 клк и температуре 20—25 °С из семян, отобранных в естественных условиях Хибин, в песчаной культуре, по 2 шт. в сосуде объемом 0.5 л, при поливе раствором Кнопа, дополненным микроэлементами. В фазе начала цветения сосуды с растениями по одному помещали в установку для исследования газообмена с модифицированным оптико-акустическим газоанализатором ОА-2209 (Россия), где проводили многофакторный эксперимент (Курец, Попов, 1991). В соответствии с планом эксперимента, предусматривающим обследование всего пространства переменных — освещенности от 0 до 62 клк, температуры воздуха от 0 до 40 °С, почвы от 0 до 25 °С при минимальном, но

достаточном числе точек наблюдений (сочетаний уровней факторов), в установке рандомизированно изменяли уровни сочетаний факторов, при каждом из них определяли установившееся значение CO_2-газообмена (Курец и др., 2000). Эксперимент выполняли в двух вариантах: при постоянной, средней при выращивании материала, и переменных температурах почвы. Данные эксперимента позволили построить нелинейные модели влияния освещенности, температуры воздуха и температуры почвы на нетто-фотосинтез и темновое дыхание.

Результаты и обсуждение

Обработка данных измерений газообмена отделенных листьев и интактных растений в зависимости от уровней напряженности света и температуры позволила получить их температурные кривые CO_2-газообмена (рис. 1, 2). Так как опытный материал получали в разных условиях, листья отбирали у растений, обитавших в переменной и, возможно, экстремальной естественной среде, а интактные растения выращивали в постоянных лабораторных условиях, газообмен в этом варианте опыта сравнивали не по его величине, а по температурам максимума и границ 90%-х оптимумов (Лархер, 1978) нетто-фотосинтеза.

Как показал анализ моделей, максимум нетто-фотосинтеза отделенного листа (рис. 1) смещается по мере увеличения освещенности от 2 до 92 клк с 12 до 25 °С, причем повышение освещенности выше 62 клк сопровождается снижением нетто-фо-

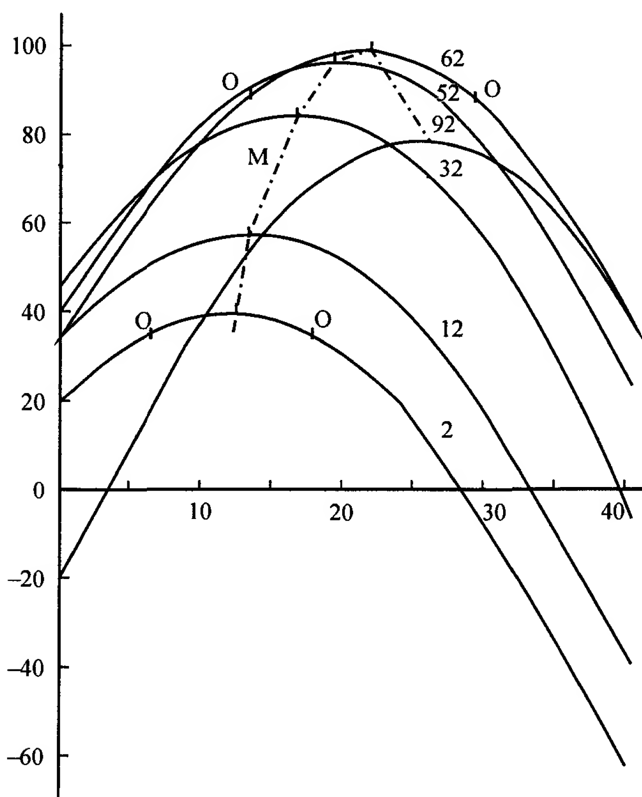


Рис. 1. Температурные кривые нетто-фотосинтеза (% от максимума) отделенного листа *Oxyria digyna* в зависимости от освещенности, клк (цифры у кривых).

О—О — границы оптимума, М — траектория смещения максимума в зависимости от освещенности. По оси абсцисс — температура воздуха, °С; по оси ординат — поглощение углекислоты, %.

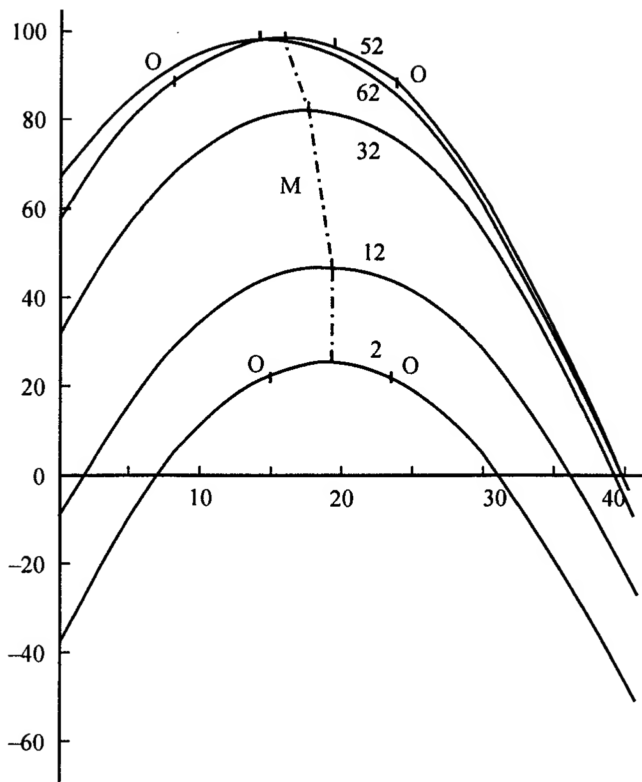


Рис. 2. Температурные кривые нетто-фотосинтеза (% от максимума) интактного растения *Oxyria digyna* при температуре почвы 19.5 °С.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

тосинтеза, возможно, вследствие перегрева листа световой радиацией и усиления дыхания (Семихатова, 1990). Соответственно смещаются и границы оптимума — от 8—18 до 14—29 °С.

Температурные кривые интактного растения, соответствующие температуре почвы 19.5 °С (средней при выращивании растений), отличаются тем, что по мере повышения освещенности от 2 до 62 клк максимум нетто-фотосинтеза растет, но температура его достижения снижается с 19.5 (равной температуре почвы) до 14 °С. Соответственно смещаются и границы оптимума — от 15—23 до 7—24 °С.

Обработка данных варианта опыта, в котором варьировали температуру почвы, выявила закономерность совместного действия факторов на нетто-фотосинтез интактных растений (рис. 3). С повышением температуры почвы от минимальной, в опыте 10 °С, до 14—18 °С нетто-фотосинтез снижается примерно на 30 % при освещенностях выше 28 клк и фактически до нуля — при низком свете и пониженной (10 °С) или повышенной (26 °С) температуре воздуха. С дальнейшим повышением температуры почвы нетто-фотосинтез возрастает и, достигнув максимума при 22—24 °С, вновь падает. Совместное действие температур воздуха и почвы проявилось в опыте неоднозначно: на фоне высокой освещенности повышенная температура воздуха ингибирует газообмен сильнее, нежели низкая; в условиях средней освещенности — стимулирует; при слабом свете действие этих температур равнозначно понижающее. Наибольший (или близкий к нему) уровень нетто-фотосинтеза при любых соотношениях температур почвы и освещенностей соответствует температуре воздуха 16 °С.

Температурная характеристика нетто-фотосинтеза интактного растения отражает зависимость донорно-акцепторных связей фотосинтетического аппарата, корневой

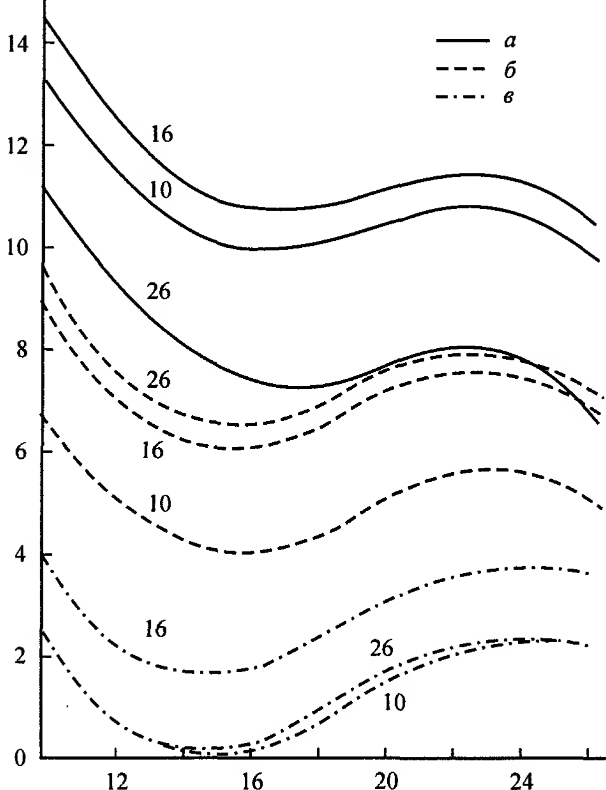


Рис. 3. Влияние температуры почвы на нетто-фотосинтез интактного растения *Oxyria digyna* в зависимости от освещенности и температуры воздуха, °С (цифры у кривых).

Освещенность, клк: *а* — 58, *б* — 28, *в* — 8. По оси абсцисс — температура почвы, °С; по оси ординат — поглощение углекислоты, мг · дм$^{-2}$ · ч$^{-1}$.

системы и запасающих органов от температуры. Повышение температуры почвы от 10 до 18 °С сопровождается усилением дыхания интактного растения (рис. 4), предположительно за счет ускорения роста корней, но поток воды, ионов и продуктов синтеза к листьям при этом недостаточен для компенсирующего повышения фотосинтеза. Дальнейшее повышение температуры почвы до 20 °С стимулирует жизнедеятельность корней, благодаря чему нетто-фотосинтез усиливается (Коровин, 1972). Температура почвы выше 20 °С понижает интенсивность газообмена, по-видимому, вследствие прогрессивного усиления дыхания поддержания (Семихатова, 1990), а более высокие температуры подавляют жизнедеятельность корней, о чем свидетельствует снижение темнового дыхания. Влияние этих процессов проявляется в падении интенсивности нетто-фотосинтеза интактного растения.

Аналогичная, «двухвершинная», закономерность влияния температуры почвы на нетто-фотосинтез была обнаружена в опыте с рассадой другого холодостойкого растения — капустой белокочанной (Курец и др., 1997).

Температура воздуха в период активной вегетации растений в Хибинах варьирует от 4 до 25 °С (Медведев, 1955). Прямые измерения вертикальных температурных профилей растений в Арктике (по: Радченко, 1966) показали, что в апогее вегетационного сезона (12 VII), около полудня, температура листьев растений в приземном слое воздуха в пределах 0—10 см равна 10.5—18.5, в пределах 10—20 см — 15.5 °С. Температура корней в слое почвы на глубине 0—5 см составляет 9.6—11.8, на глубине 10 см — 5.6—7 °С. Средняя температура воздуха в этот период составила 10—12, максимальная — 16 °С. Сопоставление результатов опыта с температурами вегета-

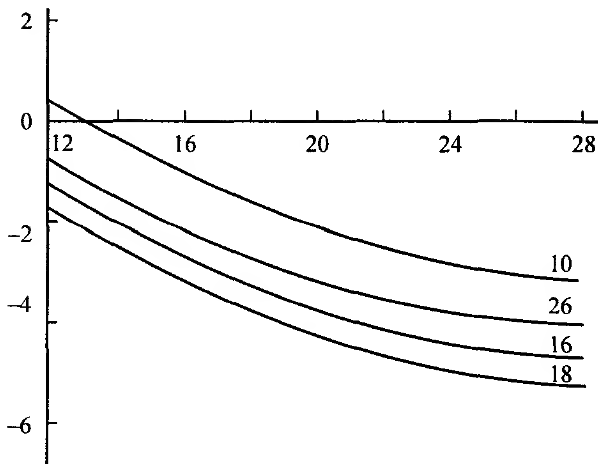


Рис. 4. Температурные кривые темнового дыхания интактного растения *Oxyria digyna* при разных температурах почвы, °С (цифры у кривых).

По оси абсцисс — температура воздуха, °С; по оси ординат — поглощение углекислоты, мг · дм$^{-2}$ · ч$^{-1}$.

ционного периода Арктики и, в частности, Хибин позволило сделать вывод, что они оптимальны (или близки к ним) как для газообмена и интактного растения, так и отделенного листа кисличника двупестичного. При освещенностях выше средней максимум нетто-фотосинтеза целого растения проявляется при пониженной на 5—7 °С, по сравнению с отделенным листом и более близкой к средней температуре вегетационного периода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Коровин А. И. Роль температуры в минеральном питании растений. Л., 1972. 283 с.

Курец В. К., Попов Э. Г. Статистическое моделирование системы связей растение—среда. Л., 1991. 152 с.

Курец В. К., Дроздов С. Н., Обшатко Л. А., Таланов А. В. Действие циклического изменения температуры воздуха на CO_2-газообмен рассады капусты белокочанной // Докл. РАСХН. 1997. С. 6—8.

Курец В. К., Дроздов С. Н., Таланов А. В., Попов Э. Г. Светотемпературные характеристики CO_2-газообмена некоторых видов рода *Sphagnum* (*Sphagnaceae, Musci*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 5. С. 113—118.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 384 с.

Ледяйкина Н. А., Герасименко Т. В. CO_2-газообмен некоторых растений тундрового пояса Хибин, его зависимость от температуры и концентрации кислорода // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск, 1983. С. 56—64.

Марковская Е. Ф., Курец В. К. Сопоставление температурного оптимума CO_2-газообмена листа и интактного растения // Термоадаптация и продуктивность растений. Петрозаводск, 1986. С. 98—101.

Медведев П. М. Важнейшие экологические условия и растительность в центральной части Хибинского горного массива (Хибины). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1955. 20 с.

Радченко С. И. Температурные градиенты среды и растения. М.; Л., 1966. 320 с.

Росс Ю., Бихеле З. Расчет фотосинтеза растительного покрова // Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова. Тарту, 1969. С. 5—41.

Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений в норме и при экологическом стрессе // Тимирязевские чтения. Л., 1990. Вып. 48. 72 с.

Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л., 1977. 200 с.

SUMMARY

Temperature dependences of the net photosynthesis in an isolated leaf and an intact plant of *Oxyria digyna* were studied in laboratory conditions. At the saturated light level the maximum of gas exchange in the leaf was observed at the temperature 21 °С, and the maximum of gas exchange in the intact plant at the soil temperature 10 °С and the air temperature 16 °С. The latter temperature are close to the medium ones of the vegetation season in natural environmental conditions of the species.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.542.1

© Е. И. Курченко

КРИТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ О ПОЛЕВИЦАХ ГРУППЫ *AGROSTIS STOLONIFERA*: НОВЫЙ ВИД *A. DILUTA* (*POACEAE*)

E. I. KURCHENKO. CRITICAL NOTES ON BENTS OF *AGROSTIS STOLONIFERA* GROUP: THE NEW SPECIES *A. DILUTA* (*POACEAE*)

Московский педагогический государственный университет
Поступила 11.05.1999
Окончательный вариант получен 10.04.2001

Выявлены 2 типа популяций *Agrostis stolonifera*, достоверно различающихся по жизненным формам, соцветиям, вегетативным органам и колоскам, особенностям онтогенеза. Предложено использовать название *A. stolonifera* L. для растений столонообразующей жизненной формы и ***A. diluta*** **Kurcz. sp. nov.** для растений рыхлокустовой прямостоячей жизненной формы.
Ключевые слова: систематика, новый вид, *Agrostis*.

Полевицы группы *Agrostis stolonifera* s. l. являются наиболее полиморфными и «трудными» видами, что обусловлено обширным ареалом, разнообразием эколого-ценотических условий обитания, межвидовой гибридизацией, неустойчивостью полигенных признаков, а также отсутствием номенклатурной ясности. Известно, что C. Linné (1753) описал *A. alba* L. по гербарному образцу *Poa nemoralis* L. с одноцветковыми колосками. Название *A. alba* является nomen confusum и не может быть принято (Philipson, 1937; Widén, 1971). Кроме того, многие систематики отождествляли *A. alba* с *A. stolonifera* L.

Целью настоящей статьи является ревизия таксономического статуса *A. stolonifera* L. s. l., установление морфологических границ *A. stolonifera* L. и описание нового вида *A. diluta* Kurcz. Материалом послужили собственные наблюдения в природе, а также просмотр гербарных коллекций из европейской части России в LE, MW, MHA и MOSP.

В первоописании *A. stolonifera* (Linné, 1753) кратко перечислены основные признаки вида: веточки метелки оттопыренные, тупоконечные, стебель ползучий, колосковые чешуи равные. Здесь же приведены признаки, выделенные ранее A. Royen (1740) и T. Dalibard (1749): прикорневые листья короткие, влагалища верхних листьев вздутые, цветковые чешуи тупые. Отсутствие автентика *A. stolonifera* и детального описания признаков, характерных для вида, явились причиной того, что *A. stolonifera* принималась разными авторами в качестве синонима не только близких видов, но и видов других родов (Meyer, 1836; Hartman, 1849; Hitchcock, 1904). Согласно P. Ascherson и P. Graebner (1898—1902), *A. stolonifera* — сборный вид, к которому относятся, по крайней мере, 3 вида: *A. alba* L., *A. vulgaris* With., *A. verticillata* Vill. Придерживаясь подобной позиции, W. Besser (1827) растения со столоновидными побегами описал как самостоятельный вид *A. stolonizans* Bess.

Другие систематики, учитывая более поздние представления Linné (1762) об *A. stolonifera* и указание на специфические места обитания растения на подвижных песках берегов морей и рек (Linné, 1751), принимают *A. stolonifera* за самостоятельный вид. Так, H. Reichenbach (1834) дает изображение *A. stolonifera* со столоновид-

ными побегами. W. Koch (1844) также принимает линнеевский вид *A. stolonifera* за самостоятельный и описывает внутри него var. *prorepens* W. D. J. Koch с ползучими столонами и скученной метелкой.

Большинство авторов под *A. stolonifera* понимало *A. alba*, описанную Linné (1753). Ascherson и Graebner (1898—1902) подразделяли *A. alba* L. на 3 разновидности. Растения влажных песков с лежачими, сильно разветвленными побегами, укореняющимися в узлах, с короткой сжатой метелкой отнесены к var. *prorepens* (W. D. J. Koch) Aschers. et Graebn., растения с прямостоячим стеблем до 50 см выс. отнесены к var. *genuina* Aschers. et Graebn., а более крупные растения — к var. *gigantea* C. F. W. Mey.

Среди исследователей среднерусской флоры середины и конца XIX в. также не было единства в понимании *A. stolonifera*. Н. Н. Кауфман (1866) для московской флоры приводит *A. stolonifera* var. *alba*, к которой относит растения с зеленовато-белыми колосками, встречающиеся по сухим местам и кустарникам, что явно соответствует прямостоячей форме *A. alba* var. *genuina* Aschers. et Graebn. В. Я. Цингер (1885) для флоры Средней России указывает лишь *A. alba* L. без каких-либо разновидностей. И. И. Шмальгаузен (1897) приводит *A. alba* с 2 разновидностями: var. *prorepens* W. D. J. Koch и var. *gigantea* Gaud. Д. П. Сырейщиков (1906) подразделяет *A. alba*, подобно Ascherson и Graebner, на var. *prorepens* W. D. J. Koch, var. *genuina* Aschers. et Graebn., var. *gigantea* G. F. W. Mey.

Большинство современных систематиков признают *A. stolonifera* за самостоятельный вид и не выделяют внутри него подвидовых таксонов (Ворошилов и др., 1966; Widén, 1971; Вовк, 1977; Tutin, 1980; и др.). Н. Н. Цвелёв (1976) рассматривает *A. stolonifera* L. как совокупность видов (aggr.), куда относит 7 видов: собственно *A. stolonifera* L. s. l. с 4 подвидами, *A. gigantea* Roth, *A. divaricatissima* Mez., *A. tenuis* Sibth., *A. korczaginii* Senjan., *A. salsa* Korcz. и *A. paulsenii* Hack. W. P. Philipson (1937) и A. T. Garcia с соавт. (1988) выделяют соответственно 2 и 3 разновидности.

М. М. Голубева (1923) пришла к выводу, что столонообразующая и прямостоячая формы *A. alba* L. различаются по длине соцветий, длине колосков, анатомическому строению стеблей и корней. Столонообразующую форму она приняла в ранге вида *A. prorepens* (W. D. J. Koch) Golub., а прямостоячую форму отнесла к *A. alba* L. Позднее Б. К. Шишкин (1934) столонообразующие растения отнес к *A. stolonizans* Bess., а прямостоячие, включая и *A. gigantea*, к *A. alba* L. Е. М. Лавренко (1935) для флоры Украины приводит *A. alba* L. subsp. *stolonizans* (Bess.) E. Lavr. и внутри этого таксона выделяет var. *genuina* (Schur) Aschers. et Graebn. — растения с прямостоячими стеблями до 50 см, обычные на лугах и открытых местах, и var. *gigantea* G. F. W. Mey — с очень высокими до 1.5 м стеблями, обитающие на берегах рек и лугах. В. А. Петров (1930) столонообразующую полевицу относит к *A. stolonizans* Bess., а прямостоячую описывает как *A. sibirica* V. Petr. Г. А. Пешкова (1990) растения столонообразующей жизненной формы относит к *A. stolonifera* L., а прямостоячие — к *A. sibirica*.

Отсутствие ясности в понимании *A. stolonifera* проявляется и в гербариях LE, MW, MHA, MOSP. Около 100 листов определены как *A. alba* L. В старых сборах вид часто определен как *A. alba* var. *stolonifera* (L.) Griseb. или *A. stolonifera* var. *alba*, *A. alba* var. *prorepens* (W. D. J. Koch) Aschers. et Graebn.

Неудачным оказался лектотип вида, выбранный A. S. Hitchcock (1904). Согласно S. Savage (1945, цит. по: Widén, 1971), он хранится в Линнеевском гербарии в Лондоне (LINN) под № 20. На гербарном листе имеются 2 побега *Polypogon semiverticillatus* (Forsk.) Hyl., отсутствуют дата сбора и имя коллектора, так что оригинальность материала остается сомнительной. K. G. Widén (1971) предложил другой лектотип вида. Согласно этому автору, в гербарии Линнея в Лондоне (LINN) имеется лист с пометкой Линнея, на котором размещены 6 побегов *A. stolonifera*, но дату сбора определить трудно. Еще на одном, хранящемся в Стокгольме (S) образце Линнея, с указанием местообитания «нанос подвижного песка», специфичным для *A. stolonifera*, надпись Линнея отсутствует. В качестве типового образца Widén

предложил использовать гербарный лист Royen в гербарии Линнея (LINN), обозначенный как «Agrostis culmo repente, vagina supremi folii ventricosa», поскольку на этот полиномиал Royen Линней ссылается в диагнозе *A. stolonifera*.

Цитологию *A. stolonifera* s. l. исследовали многие авторы. Большинство из них (Hubbard, 1954; Björkman, 1954; Löve, Löve, 1961, и др.) приводят тетраплоидное число хромосом (2n = 28). S. Björkman (1954), кроме 2n = 28, обнаружил ряд из 33, 35, 41, 42 хромосом. О. Г. Вовк (1970) для украинских популяций приводит 2n = 28, 30. Хромосомные числа столонообразующей жизненной формы изучали А. П. Соколовская (1937) и Widén (1971). Соколовская определила число хромосом, равное 2n = = 35. Widén у скандинавских наземных и водных клонов *A. stolonifera* обнаружил также пентаплоидное число (2n = 35), в отличие от образцов с прямостоячими стеблями, которые оказались тетраплоидами (2n = 28).

Наши наблюдения в природе и просмотр сборов других коллекторов показали, что среди образцов *A. stolonifera* четко выделяются 2 жизненные формы: полегающая столонообразующая и прямостоячая рыхлокустовая, которые отличаются габитусом, особенностями побегов возобновления, соцветиями, длиной колосков и рядом других морфологических и биологических признаков. Растения столонообразующей жизненной формы приурочены к сильно увлажненным местам, растения прямостоячей жизненной формы характерны для пойменных и суходольных лугов. Растения прямостоячей жизненной формы мы описываем как новый вид *A. diluta* Kurcz.

Главные отличия растений 2 жизненных форм сводятся к следующему. Высота генеративных побегов *A. stolonifera* 15—20 см (а не 40—60 см, как у прямостоячей *A. diluta*), длина вегетативных побегов 20—80 (а не 10—15) см, листовые пластинки 3—5 см, резко суживающиеся от середины длины к верхушке (а не 9—12 см, постепенно суживающиеся к верхушке). Стебли и листья с фиолетовым оттенком (а не светло-зеленые). Соцветия узкие и короткие, 5—7 см длины (а не широкие и длинные 9—14 см). Длина наибольшей веточки в нижнем узле 1.5—2.5 см (а не 3—4.5 см). Длина колосковых чешуй менее 2 мм (а не более 2 мм). Пазушные почки все трогаются в рост без периода покоя, соблюдая дистанцию 4+(3) листа от конуса нарастания побега (а не только почки нижних листьев весной и осенью). Для онтогенеза характерно быстрое развитие, интенсивное кущение и образование популяций зарослевого типа (Курченко, 1975) (а не медленное развитие, умеренное кущение и образование популяций из обособленных особей). Общая продолжительность онтогенеза составляет 3—4 года (а не 6—8 лет).

Статистический анализ подтвердил достоверность различий признаков *A. stolonifera* и *A. diluta*, которые были исследованы из разных областей: *A. stolonifera* из Московской, Тверской, Воронежской, Липецкой, Калужской, Рязанской, Владимирской, Костромской, Ленинградской и Брянской областей; *A. diluta* из Московской, Воронежской, Липецкой, Калужской, Рязанской, Владимирской, Костромской, Курской, Тамбовской, Мурманской областей и Башкирии.

Статистическому анализу подвергнуты 9 признаков (см. таблицу).

Статистическая обработка выполнена с помощью пакета программ Statistica, StatSoft, Inc.

Сравнивая значения критериев Стьюдента t и Фишера F для каждого из признаков, представленных в таблице, со стандартными значениями,[1] можно видеть, что для большинства признаков достоверность разности средних подтверждена с вероятностью 99.9 %, лишь для ширины листовой пластинки достоверность разности подтверждена с вероятностью 95 %. Заметим, что эти признаки являются составной частью описания габитуса вида, и полученный результат свидетельствует об их пригодности для целей таксономии.

Таким образом, на основании анализа имеющегося материала мы приходим к выводу, что имеющиеся различия достаточны, чтобы рассматривать исследуемые

---

[1] Стандартные значения критериев Стьюдента t и Фишера F для 3 порогов вероятности 95, 99 и 99.9 %: t_{st} = (2.0—2.6—3.4), F_{st} = (3.9—6.9—11.5).

Статистические данные признаков *A. stolonifera* и *A. diluta*

Признак, №	*A. stolonifera*				*A. diluta*				Критерии	
	N	M	σ_2	$\sigma_{ср\,2}$	N	M	σ_1	$\sigma_{ср\,1}$	t	F
1	29	27.76	6.29	1.168	72	45.92	10.98	1.294	10.42	69.80
2	29	5.84	1.23	0.228	72	10.08	2.95	0.348	10.19	55.64
3	29	2.27	0.53	0.098	72	3.68	1.40	0.165	7.34	27.60
4	29	1.88	0.36	0.067	72	2.93	0.93	0.110	8.14	34.45
5	29	1.53	0.38	0.071	72	2.47	0.85	0.100	7.64	32.10
6	29	3.30	0.78	0.145	72	5.61	2.23	0.263	7.70	29.50
7	29	0.29	0.09	0.017	72	0.25	0.09	0.011	2.25	4.75
8	29	1.93	0.12	0.022	72	2.20	0.29	0.034	6.75	22.87
9	29	1.82	0.11	0.020	72	2.06	0.29	0.034	6.00	18.70

Примечание. N и M — число образцов в каждой выборке и среднее значение признака в выборке соответственно; σ — среднеквадратическое отклонение значений признака; $\sigma_{ср}$ — погрешность определения среднего. Признаки: *1* — высота генеративного побега, *2* — длина соцветия, *3* — длина наибольшей веточки в I узле, *4* — длина наибольшей веточки во II узле, *5* — длина I междоузлия, *6* — длина листовой пластинки предпоследнего перед соцветием листа, *7* — ширина листовой пластинки, *8* — длина нижней колосковой чешуи, *9* — длина верхней колосковой чешуи.

растения *A. stolonifera* и *A. diluta* как самостоятельные виды. Представления Линнея об *A. stolonifera*, отраженные в 2 изданиях «Species Plantarum» (Linné, 1753, 1762), указание на специфические местообитания на подвижных песках берегов морей и рек и гербарные образцы Линнея убеждают в том, что название *A. stolonifera* L. должно применяться для вида со столонообразующей жизненной формой.

Приводим основные синонимы *A. stolonifera* и *A. diluta* и описания этих видов.

A. stolonifera L. 1753, Sp. Pl. : 62; П. Смирн., 1958, Фл. Приок.-Терр. зап. : 52; Пешкова, 1990. Фл. Сиб., 2 : 111 — *A. stolonizans* Bess. ex Schult. et Schult. f. 1827 Mant. 3 : 567; Шишк., 1934, Фл. СССР. 2 : 184. — *A. stolonifera* var. *prorepens* W. D. J. Koch, 1844, Syn. Fl. Germ., 2 : 902. — *A. alba* L. var. *prorepens* (W. D. J. Koch) Aschers. et Graebn., 1898—1902, Syn. Mitteleur. Fl., 2, 1 : 175; Сырейщ., 1906, Илл. фл. Моск. губ., 1 : 117. — *A. prorepens* (W. D. J. Koch) Golub., 1924, Бот. журн., 8 : 120. — *A. alba* subsp. *stolonizans* (Bess.) Lavr., 1935, Фл. УРСР, 1 : 151. — Полевица столонообразующая.

Жизненная форма столонообразующая; малолетник, продолжительность онтогенеза 3—4 года, иногда развивает скопления зарослевого типа или растет в воде и образует сплавины. Побеги внevлагалищные, столоновидные, ветвящиеся и укореняющиеся в узлах. Вегетативные побеги 20—40 (80) см дл., с 8—11 (14—16) листьями. (В избыточно увлажненных местах в густых зарослях вегетативные побеги короткие, 10—12 см выс.). В пазухе каждого листа находятся почки. При развертывании почек вначале образуется побег с короткими междоузлиями (0.5—1.5 см дл.), в дальнейшем по мере роста побега междоузлия вытягиваются, длина их в среднем 4.2 см. Генеративные побеги 30—40 см дл., с 5—11 листьями, в верхней половине коленчато приподнимающиеся, 15—20 см выс. Листовые пластинки 3—5 см дл., 3 мм шир., резко суживающиеся от середины длины к верхушке, заостренные, плоские или в сухом состоянии с завернутыми внутрь краями, с 9—15 жилками. Язычок 2—3 мм дл. Соцветия 5—7 см дл., ланцетовидные, после цветения сжатые, узкие, 0.5—1.5 см шир., с 10—12 узлами, в I узле 4—5 веточек, во II узле 5—7 веточек, длина наибольшей веточки в I узле 1.5—2.5 см, веточки густо ветвятся, отделяясь от 1/3—1/2 их длины, гладкие или слабо шероховатые. Длина нижнего междоузлия 1.2—1.5 см. Колоски около 2.0 мм дл. (нижняя колосковая чешуя 1.9—2.0 мм дл., верхняя — 1.8—1.9 мм дл.), чешуи ланцетные, с заостренными верхушками, по спинке с шипиками в верхней половине или гладкие. Нижняя цветковая чешуя

1.5—1.7 мм дл., с широко притупленной верхушкой и 5 жилками, из них 3 четкие и длинные, 2 слабые и короткие; жилки обычно оканчиваются близко от края чешуи, редко очень коротко выступают; ость обычно отсутствует, хотя иногда имеется короткая ость, прикрепленная выше середины нижней цветковой чешуи. Верхняя цветковая чешуя 0.7—0.8 мм дл. и составляет около 1/2 длины нижней цветковой чешуи. Пыльники 1.0—1.2 мм дл. Волоски каллуса очень короткие, менее 0.3 мм дл. или отсутствуют совсем. Все растение часто имеет пурпуровую окраску.

Лектотип, согласно Widén (1971), находится в Лондоне (LINN). М. М. Голубева (1923) выделила 2 экологические расы: *aquatilis* и *terrestris*. Водная форма отличается более длинными побегами до 2 м дл. (переплетаясь, они образуют сплавину), более длинными (до 7.2 см) и узкими (1.8 мм) листьями, тонким стеблем. При перенесении побегов водной формы в питомник образовались столоновидные побеги, характерные для наземной формы. Водная форма встречается редко; при просмотре гербарного материала она констатирована нами в Московской, Тульской, Калужской, Смоленской, Мурманской (Россия) и Луганской (Украина) областях.

A. stolonifera произрастает в северо-западной и центральной частях Европейской России, а также в Сибири и на Дальнем Востоке. В европейской части России наиболее обильна в верховьях Волги, на берегах р. Оки, Чудского и Онежского озер. Типичными местообитаниями являются постоянно или периодически заливаемые места, берега рек, прудов и озер.

A. diluta Kurczenko sp. nov. — *A. alba* var. *genuina* Aschers. et Graebn., 1898—1902, Syn. Mitteleur. Fl., 2, 1 : 175; Сырейщ., 1906, Илл. фл. Моск. губ., 1 : 177; Лавр., 1935, Фл. УСРР, 1 : 151. *A. alba* auct. non. L. : Шишк., 1934, Фл. СССР, 2 : 183. — Полевица светлая, бледная.

Biomorpha laxe frutescentia; innovationes extravaginales. Planta perennis. Caulis erectus vel basi flexuosus, 40—60 cm alt. nodis 3—4. Folia 9—12 cm lg., 3 mm lt., pallide seu obscure viridia, levia, interdum scabria nervis 9—15 (17). Ligula 2—3 mm lg., obtusata. Panicula 9—14 cm lg., lanceolato-ovalis, pallide viridis seu adumbratione violacea; ramuli paniculae levi seu scabri. Ramulus infimus maximus, 3—4.5 cm lg. Internodium infimum 2.5—3.0 cm lg. Spiculae 2.5—2.8 mm lg., elliptico-lanceolatae apice apiculatae. Lemma 2 mm lg. Palea 1.0—1.3 mm lg. Antherae 1.0—1.2 (1.5) mm lg.

Typus: Prov. Mosquensis, distr. Serpuchovensis, prope vicum Luzhki, pratum inundatum. 25 VII 2000, E. Kurczenko (LE).

Affinitas. Species ex affinitate *A. stoloniferae* L., a qua biomorpha laxe frutescenti (nec stolonifera) perennis (nec paucienni), caulibus 40—60 (nec 15—20) cm lg., innovationibus 10—15 (nec 20—80) cm lg., foliis 9—12 (nec 3—5) cm lg., paniculis 9—14 (nec 5—7) cm lg., spiculis 2.5—2.8 (nec 2.0) mm lg. differt.

Habitat Eurasia, in vallibus vere inundatis et ad ripas lacuum, necnon in pratic siccis et subsalsuginosis.

Жизненная форма рыхлокустовая; возобновление вневлагалищное. Многолетник. Побеги прямостоячие или восходящие, 40—60 см выс., с 3—4 узлами. Листовые пластинки 9—12 см дл., 3 мм шир., светло- или темно-зеленые, гладкие, иногда шероховатые, с 9—15 (17) жилками. Язычок притупленный, 2—3 мм дл. Соцветие 9—14 см дл., ланцетовидно-яйцевидное, светло-зеленое или с фиолетовым оттенком; веточки гладкие или шероховатые; длина наибольшей веточки в нижнем узле 3—4.5 см. Длина нижнего междоузлия 2.5—3 см. Колоски 2.5—2.8 мм дл., эллиптически-ланцетные, с заостренными верхушками. Нижняя цветковая чешуя 2 мм дл. Верхняя цветковая чешуя 1.0—1.3 мм дл. Пыльники 1.0—1.2 (1.5) мм дл.

Встречается в Евразии на пойменных, суходольных и солонцеватых лугах, по берегам рек и озер.

Тип: Московская обл., Серпуховский р-н, окр. д. Лужки, пойменный луг. 25 VII 2000, Курченко Е. (LE).

Родство. Вид из родства *A. stolonifera*, от которого хорошо отличается рыхлокустовой (а не столонообразующей), многолетней (а не малолетней) жизненной

формой, более высокими стеблями 40—60 (а не 15—20) см, вегетативными побегами 10—15 (а не 20—80) см, листьями 9—12 (а не 3—5) см дл., соцветиями 9—14 (а не 5—7) см дл., колосками 2.5—2.8 (а не 2.0) мм дл.

Отличия *A. diluta* от других видов группы *A. stolonifera* (*A. gigantea* Roth, украинского *A. pseudoalba* Klok. (Клоков, 1950) и сибирского эндемика *A. sibirica* Petr. (Петров, 1930)) сводятся к следующему. *A. gigantea* отличается длиннокорневищно-рыхлокустовой жизненной формой (а не рыхлокустовой как у *A. diluta*) и иными размерами: высота растений 70—85 (100) см (а не 40—60 см), длина листовой пластинки 15—20 см (а не 9—12 см), ширина 5—7 (9) мм (а не 3 мм), язычки 4—7 мм (а не 2—3 мм) дл., длина соцветия 20—25 (30) см (а не 9—14 см).

A. pseudoalba отличается от *A. diluta* меньшими размерами частей растения: листовые пластинки 3.2—11 см дл. (а не 9—12 см как у *A. diluta*), ширина их 0.5—2.5 мм (а не 3 мм), язычок 1—2.5 мм (а не 2—3 мм) дл., соцветия 2.6—10 см (а не 9—14 см) дл., колосковые чешуи 1.5—2 мм (а не 2.5—2.8 мм) дл., нижняя цветковая чешуя 1.2—1.7 мм (а не 2 мм) дл., верхняя цветковая чешуя 0.75 мм (а не 1—1.3 мм) дл.

A. sibirica отличается также меньшими размерами: высота генеративных побегов 25—30 см (а не 40—60 см, как у *A. diluta*), длина и ширина листьев соответственно 2—4 см (а не 9—12 см) и 2.5—3 мм (а не 3 мм), длина соцветия до 7 см (а не 9—14 см), длина колосковых чешуй до 1.5 мм (а не 2.5—2.8) мм, длина пыльников 0.75—1 (а не 1—1.5) мм. Согласно карте ареала (Пешкова, 1990), вид дважды отмечен в Западной Сибири — в Томской и Кемеровской областях, чаще он встречается в Средней и Восточной Сибири.

Итак, в результате изучения полевиц группы *Agrostis stolonifera* s. l. предложено использовать видовое название *A. stolonifera* L. для растений столонообразующей жизненной формы и описан новый вид *A. diluta* Kurczenko, который является переходным между столонообразующим *A. stolonifera* L. и длиннокорневищным *A. gigantea* Roth. Вид характеризуется рыхлокустовой жизненной формой, светло- или темно-зелеными, часто с фиолетовым оттенком соцветиями 9—14 см дл. (а не 5—7 см, как у *A. stolonifera* или 20—25 (30) см, как у *A. gigantea*) и другими признаками. Ряд признаков отделяет его от других близких видов — сибирского эндемика *A. sibirica* Petr. и украинского *A. pseudoalba* Klok. *A. diluta* широко распространен в европейской части России, в Сибири южнее 60° и на Дальнем Востоке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вовк А. Г. Род *Agrostis* L. // Злаки Украины. Киев, 1977. С. 222—234.

Ворошилов В. Н., Скворцов А. К., Тихомиров В. Н. Определитель растений Московской области. М., 1966. 366 с.

Голубева М. М. Agrostis prorepens (Koch) Golub. // Журн. русск. бот. об-ва. 1923. Т. 8. С. 111—122.

Кауфман Н. Н. Московская флора. М., 1866. 708 с.

Клоков М. В. Новые украинские злаки // Бот. матер. герб. Ботанического ин-та АН СССР. 1950. Т. 12. С. 35—43.

Курченко Е. И. Онтогенез и этапы развития прибрежной формы столонообразующей полевицы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 6. С. 92—103.

Лавренко Э. Флора УРСР. Київ, 1935. Т. 1. 367 с.

Петров В. А. Флора Якутии. Л., 1930. Вып. 1. 221 с.

Пешкова Г. А. Род *Agrostis* L. // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 103—114.

Соколовская А. П. Кариогеографическое исследование рода *Agrostis* L. // Бот. журн. 1937. Т. 22. С. 457—480.

Сырейщиков Д. П. Иллюстрированная флора Московской губернии. М., 1906. Ч. 1. 274 с.

Цингер В. Я. Сборник сведений о флоре Средней России. М., 1885. 520 с.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 787 с.

Шишкин Б. А. Agrostis L. // Флора СССР. Л., 1934. Т. 2. С. 170—188.

Шмальгаузен И. И. Флора Средней и Южной России. Киев, 1897. Т. 2. 750 с.

Вовк О. Г. Хромосомні числа видів та форм украинських мітлиць (рід *Agrostis* L.) // Укр. бот. журн. 1970. Т. 27. № 6. С. 739—742.

Ascherson P.. Graebner P. Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Leipzig, 1898—1902. Bd 2. Abteil. 1. 791 S.

Besser W. S. J. G. // Schultes J. A. et Schultes J. H. Mantissa in Volumen Tertium Systematic Vegetabilium Caroli a Linne ex editione J. J. Roemer et J. A. Schultes. Studtgardtiae, 1827. 717 p.
Björkman S. O. Chromosome studies in *Agrostis*. II. // Hereditas. 1954. Bd 40. P. 254—258.
Dalibard T. F. Florae Parisiensis Prodromus. Paris, 1749. 403 p.
Garcia A. T. P., Lopez G. B., Torres C. M. Revision del genero *Agrostis* L. (*Poaceae*) en la Penninsula Iberica // Ruizia. 1988. T. 7. 160 p.
Hartman C. J. Handbook Scandinaviens Flora. Stockholm, 1849. 503 p.
Hitchcock A. S. Notes on North American grasses. III // Bot. Gaz. 1904. Vol. 38. P. 139—143.
Hubbard C. E. Grasses. Bungay, 1954. 428 p.
Koch W. D. J. Synopsis Florae Germanicae et Helveticae. II. 2 ed. Lipsia, 1844. 964 p.
Linné C. Species Plantarum. 1 ed. Holmiae, 1753. 560 p.
Linné C. Species Plantarum. 2 ed. Holmiae, 1762. 784 p.
Linné C. Skanska Resa. Stockholm, 1751. 434 p.
Löve A., Löve D. Chromosome numbers of central and northwest European plant species // Opera Botanica. 1961. N 5. P. 1—581.
Meyer G. F. W. Chloris Hanoverana. Göttingen, 1836. 744 p.
Philipson W. R. A revision of the British species of the genus *Agrostis* L. // Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 1937. Vol. 51. P. 73—152.
Reichenbach H. G. L. Icones florae germanicae et helveticae. I. Leipzig, 1834. 110 p.
Royen A. Florae leydensis prodromus. Lugduni Batavorum, 1740. 538 p.
Tutin T. G. Agrostis L. // Flora europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 232—235.
Widén K.-G. The genus *Agrostis* L. in Eastern Fennoscandia. Taxonomy and Distribution // Fl. Fenn. 1971. T. 5. 209 p.

SUMMARY

Results of studies of the polymorphism of *Agrostis stolonifera* L. s. l. (*Poaceae*), carried out in both the nature and Herbaria of Moscow and St. Petersburg, are presented. Two groups are distinguished with convincing distinctions in their habitus, life forms, shoot structure, main axis inflorescence length, spikelet length, ontogenetic peculiarities. The distinctions are confirmed statistically. We propose to use the Linne's name *A. stolonifera* L. for the plants with the stoloniferous life form, and *A. diluta* Kurcz. sp. nov. for those with the erect loose-bunch life form.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 582.232/257.082.26

© Е. В. Борисова, П. М. Царенко

IBASU-A — КОЛЛЕКЦИЯ КУЛЬТУР МИКРОВОДОРОСЛЕЙ УКРАИНЫ

E. V. BORISOVA, P. M. TSARENKO. IBASU-A, COLLECTION OF UKRAINIAN MICROALGAE CULTURES

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины
01001 Киев, ул. Терещенковская, 2
факс: (044) 224-10-64
E-mail: swasser@botan.kiev.ua
Поступила 12.09.2001

Дана дополнительная информация о коллекции культур водорослей отдела споровых растений Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (IBASU-A), объем которой значительно увеличился за последние 10 лет. Приведен список видов галофильных и пресноводных водорослей с количеством штаммов, поддерживающихся в коллекции в настоящее время.
Ключевые слова: культуры, штаммы, коллекция, микроводоросли, Украина.

В «Каталоге культур микроводорослей в коллекциях СССР», опубликованном в 1991 г. коллекция отдела споровых растений Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (IBASU-A) была представлена 138 штаммами галофильных жгутиковых водорослей родов *Asteromonas* Artari, *Dunaliella* Teod., *Tetraselmis* Stein (= *Platymonas* G. S. West) (Юнгер, Терещук, 1991). С тех пор ее объем увеличился в 3 раза в основном за счет культур пресноводных хлорококковых водорослей. В связи с этим в сообщении приводится новая дополнительная информация о данной коллекции.

В настоящее время IBASU-A содержит более 400 штаммов галофильных и пресноводных водорослей порядков *Chlorococcales*, *Chlamydomonadales* и *Dunaliellales* (см. таблицу). Ядром IBASU-A остается коллекция галофильных жгутиковых

Список видов *Chlorophyta*, представленных в коллекции IBASU-A

Таксоны	Число штаммов
PEDINOPHYCEAE	
пор. *Pedinomonadales* Ettl	
Pedinomonas Korsch.	1
P. tenuis Massjuk	1
PRASINOPHYCEAE	
пор. *Chlorodendrales* Fritsch	
Tetraselmis Stein	2
T. viridis (Rouch.) Norris et al.	2
CHLOROPHYCEAE	
пор. *Dunaliellales* Ettl	
Asteromonas Artari	2
A. gracilis Artari	2

Таксоны	Число штаммов
Dunaliella Teod.	148
D. asymmetrica Massjuk	9
D. bioculata Butch.	1
D. granulata Massjuk	2
D. maritima Massjuk	2
D. minuta Lerche	10
D. primolecta Butch.	1
D. parva Lerche	2
D. pseudosalina Massjuk	12
D. salina Teod. subsp. *salina*	21
D. salina Teod. subsp. *sibirica* Massjuk et Radch.	11
D. terricola Massjuk	11
D. viridis Teod. var. *viridis* f. *viridis*	31
D. viridis Teod. var. *viridis* f. *euchlora* (Lerche) Massjuk	27
Dunaliella sp.	8
пор. *Chlamydomonadales* Fritsch	
Carteria Deas emend. Fr.	1
Carteria sp.	1
Chlamydomonas Ehr.	26
Ch. gloegama f. *humicola* Hollerb.	1
Ch. gyrus Pasch.	1
Ch. moewusii Gerl.	9
Ch. reinhardtii Dang.	3
Ch. serbinowii Pasch.	1
Chlamydomonas sp.	11
Haematococcus Ag.	1
H. pluvialis Flotow	1
пор. *Chlorococcales* Marchand	
Actinastrum Lagerh.	1
A. fluviatlie (Schröd.) Fott	1
Acutodesmus (Hegew.) Tsar.	38
A. acuminatus (Lagerh.) Tsar.	2
A. dimorphus (Turp.) Tsar.	24
A. javanensis (Chod.) Tsar.	4
A. obliquus (Turp.) Tsar.	2
A. pectinatus (Meyen) Tsar.	5
Chlorella Beijer.	32
Ch. kessleri Fott et Novák.	8
Ch. lobophora V. Andr.	1
Ch. luteoviridis Chod.	2
Ch. saccharophila (Krüger) Mig.	2
Ch. vulgaris Beijer.	16
Chlorella sp.	3
Choricystis (Skuja) Fott	4
Choricystis sp.	4
Coelastrum Näg.	8
C. astroideum De Not.	6
C. reticulatum (Dang.) Senn.	2
Coenochloris Korsch.	3
C. fottii (Hind.) Tsar.	2
Coenochloris sp.	1
Crucigenia Morr.	1

Таксоны	Число штаммов
Crucigenia mucronata (G. M. Smith) Kom.	1
Desmodesmus (Chod.) An, Friedl et Hegew.	58
D. abundans (Kirchn.) Hegew.	2
D. armatus (Chod.) Hegew.	25
D. brasiliensis (Bohl.) Hegew.	8
D. communis (Hegew.) Hegew.	1
D. costato-granulatus (Skuja) Hegew.	2
D. insignis (W. et G. S. West) Hegew.	1
D. magnus (Meyen) Tsar.	5
D. opoliensis (P. Richt.) Hegew.	4
D. subspicatus (Chod.) Hegew. et A. Schmidt	10
Graesiella Kalina et Punč.	1
G. vacuolata (Shih. et Krauss) Kalina et Punč.	1
Monoraphidium Kom.-Legn.	3
M. contortum (Thur.) Kom.-Legn.	2
Monoraphidium sp.	1
Muriella Boye-Pet.	1
M. zofingiensis (Dönz) Hind.	1
Nephrochlamys Korsch.	1
Nephrochlamys sp.	1
Oocystis A. Br.	24
O. lacustris Chod.	8
O. marssonii Lemm.	15
O. parva W. et G. S. West	1
Pediastrum Meyen	1
P. boryanum (Turp.) Menegh.	1
Raphidocelis Hind. emend. Marvan et al.	6
R. pseudomucosa Krienitz	1
R. subcapitata (Korsch.) Nyg. et al.	5
Scenedesmus Meyen	33
S. arcuatus var. *platydiscus* G. M. Smith	1
S. ellipticus Corda	2
S. obtusus Meyen	15
S. raciborskii Wolosz.	2
S. verrucosus Roll	1
Scenedesmus sp.	12
Selenastrum Reinsch	9
S. gracile Reinsch	9
Tetraëdron Kütz.	1
T. caudatum (Corda) Hansg.	1
Tetranephris Leite et Bic.	1
T. europea (Hind.) Kom.	1
Tetrastrum Chod.	4
T. komarekii Hind.	1
T. staurogeniaeforme (Schröd.) Lemm.	3
Trebouxia Puym.	1
T. erici Achm.	1
Всего:	410

водорослей (164 штамма), созданная Н. П. Масюк в связи с проведением исследований по морфологии, систематике, экологии и географическому распространению водорослей рода *Dunaliella*, а также с изучением их как перспективных источников β-каротина (провитамина А) для нужд животноводства, фармацевтической и пищевой промышленности. Большинство штаммов жгутиковых водорослей, введенных в культуру в 1960—1970 гг., были изолированы из водоемов солевых промыслов, соленых озер, лиманов, луж и почв Азербайджана, Киргизии (побережье Иссык-Куля), России (среднее Поволжье, Западная Сибирь), Туркмении (солончак Казахлы, Западный Узбой) и Украины (Масюк, 1973; Масюк, Терещук, 1983). В IBASU-A сохраняются штаммы (25 культур), которые длительное время использовались при разработке методов очистки и доочистки сточных вод предприятий химической промышленности, а также как тест-объекты для экспериментов по водной токсикологии (Ленова и др., 1991). Более 100 штаммов хлорококковых водорослей Украины были выделены из альгопроб, собранных в 1993 и 2000 гг. в окр. г. Киева, Киевской обл. и в период экспедиционных выездов в регионы Украинских Карпат, Волынского Полесья, степной зоны Украины и Крыма. Объем IBASU-A значительно увеличился благодаря коллекции пресноводных водорослей (106 штаммов), введенных в культуру П. М. Царенко в 1995 г. при эколого-таксономическом изучении *Chlorophyta* водоемов Восточной Померании (Германия) и Израиля (Царенко и др., 1996; Tsarenko et al., 1996). Ряд штаммов получены из коллекций Германии, Кубы, России и др.

Как видно из таблицы, все штаммы являются представителями отдела *Chlorophyta* — основы видового разнообразия альгофлоры Украины. По последним данным, зеленые водоросли составляют около 45.7 % общего видового разнообразия водорослей континентальных водоемов Украины (Царенко, Вассер, 2000). В таксономическом отношении IBASU-A представлена 3 классами, 5 порядками, 28 родами и 75 видами водорослей флоры Украины и других территорий. Уникальность коллекции состоит в том, что большинство культур являются оригинальными, выделенными из различных местообитаний, и только 65 культур получены из коллекций зарубежных учреждений. Имеются опубликованные списки штаммов галофильных (Масюк, Терещук, 1983; Вассер и др., 1988; Юнгер, Терещук, 1990) и пресноводных (Борисова, Царенко, 1997) водорослей, а также каталог 138 культур, поддерживаемых в коллекции (Юнгер, Терещук, 1991). В списках для каждой культуры указаны родовое и видовое названия, коллекционный номер штамма с акронимом IBASU-A, название штамма (включающее фамилию оригинатора, год выделения и номер в коллекции оригинатора) и место сбора альгопробы, из которой выделен данный штамм. В каталоге дана краткая характеристика приведенных культур.

Начато создание электронного варианта нового расширенного каталога, в процессе подготовки которого проведены уточнение и дополнение данных, отсутствующих в предыдущих списках, об истории и происхождении большинства штаммов, полученных из других коллекций только с указанием их коллекционных номеров, данных о наличии типовых штаммов и т. п.

В результате критического пересмотра материала коллекции в соответствии с новейшими монографическими обработками отдельных групп водорослей приведены современные названия таксонов надродового уровня, унифицированы видовые названия. В последнее время проведена таксономическая ревизия отдельных родов, уточнен их видовой состав и статус некоторых таксонов. Учтены данные электронно-микроскопических и молекулярно-генетических исследований, а также связанные с этим номенклатурные изменения в отношении родов *Chlorella*, *Scenedesmus*, *Tetraselmis*. Например, *Chlorella emersonii* Shih. et Krauss рассматривается как базионим *Grasiella vacuolata* (Shih. et Krauss) Kalina et Punč., *Platymonas viridis* Rouch. — как синоним *Tetraselmis viridis* (Rouch.) Norris et al., и т. п. Нами принято разграничение сборного рода *Scenedesmus* Meyen s. l. (An et al., 1999; Hegewald, 2000; Царенко, Петлеванный, 2001), поэтому часть его видов отнесена к признаваемым теперь родам *Acutodesmus* (Hegew.) Tsar. и *Desmodesmus* (Chod.) An et al. (см. таблицу).

Согласно правилам «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (1996) и результатам исследований последнего времени, проведена ревизия названий отдельных видов, приведенных в ранее опубликованном списке (Борисова, Царенко, 1997), например название *Chlamydomonas eugametous* Moewus было заменено на *Ch. moewussii* Gerl., *Scenedesmus acutus* Meyen — на *Acutodesmus dimorphus* (Turp.) Tsar., *S. bijugatus* (Turp.) Kütz. — на *S. obtusus* Meyen, *S. ecornis* (Ralfs) Chod. — на *S. ellipticus* Corda и т. п.

Следует отметить, что большинство видов представлено несколькими штаммами, так как оригинальные исследования и литературные данные об их морфологических (с помощью световой и электронной микроскопии), культуральных, физиологических и биохимических свойствах указывают на штаммовые отличия. Кроме того, практика показывает, что для проведения ряда работ или экспериментов необходимо использование 3—10, а в некоторых случаях 50—100 штаммов одного вида. Описания свойств большинства штаммов опубликованы в ряде монографий и статей (Масюк, 1973; Царенко и др., 1996; Tsarenko et al., 1996).

Культуры в коллекции являются альгологически чистыми (nialgal) или аксеничными (axenic). Некоторые водоросли хранятся одновременно в виде альгологически чистых и аксеничных культур. IBASU-A сопровождается 87 штаммами бактерий родов *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Curtobacterium*, *Rhodococcus* и др., являющихся естественными спутниками некоторых видов водорослей и изолированных из их альгологически чистых культур (Борисова, 1986; Borisova, Tsarenko, 1999; Борисова, Царенко, 2000). Культуры водорослей поддерживаются в условиях коллекционного хранения на жидких (альгологически чистые) и агаризованных (аксеничные) средах разного минерального состава. Регулярно проводится работа по проверке чистоты и получению аксеничных культур.

IBASU-A содержит штаммы, представляющие интерес для учебно-педагогического процесса и научно-исследовательских работ. На основе образцов данной коллекции уже проведен значительный объем таксономических, экологических и физиолого-биохимических исследований (Масюк, 1973; Масюк, Терещук, 1983). Ряд штаммов (полноценных и мутантов) использовались в качестве тест-объектов для экспериментов по водной токсикологии (Борисова, 1988; Ленова и др., 1991). В целом IBASU-A может рассматриваться как потенциальный резерв штаммов для биотехнологических исследований. Она содержит штаммы водорослей родов *Dunaliella* (148), *Chlorella* (32), *Acutodesmus* (= *Scenedesmus* p.p.) (33), *Desmodesmus* (= *Scenedesmus* p.p.) (58) и *Scenedesmus* s. str. (33) (см. таблицу), которые наиболее широко используются в биотехнологии последние 30 лет (Metting, 1996; Apt, Behrens, 1999).

В настоящее время усилилось значение IBASU-A как основы для сохранения альгогенофонда Украины в связи с изменениями, происходящими под влиянием антропогенного пресса. Она содержит штаммы водорослей, изолированных из образцов, собранных на территории Украины, и охватывает разные типы водоемов и их биотопы. В этом отношении особо перспективным является сохранение штаммов редких и исчезающих видов. Однако данное направление требует дальнейших методических разработок и пополнения коллекции штаммами водорослей из охраняемых территорий.

IBASU-A имеет также эталонную ценность, так как включает типовые штаммы (типовые культуры, type culture), т. е. культуры, которые были выделены из материалов (проб), что послужили основой для описания новых видов (Starr, Zeikus, 1993). В настоящее время в коллекции сохраняются типовые штаммы 9 видов из родов *Chlamydomonas* Ehr. (1 вид), *Chlorella* Beijer. (4), *Dunaliella* Teod. (1), *Graesiella* Kalina et Punč. (1), *Muriella* Boye-Pet. (1), *Trebouxia* Puym. (1). Имеются также штаммы видов, описанных как новые для науки, например *Dunaliella asymmetrica* Massjuk, *D. granulata* Massjuk, *D. maritima* Massjuk, *D. pseudosalina* Massjuk, *D. terricola* Massjuk, *D. salina* subsp. *sibirica* Massjuk et Radch., *Pedinomonas tenuis* Massjuk.

В заключение следует отметить, что в работе с коллекцией культур микроводорослей Украины (IBASU-A) сохраняется основной принцип формирования коллек-

ционного фонда — увеличение его таксономического разнообразия. Достигается это путем включения в коллекцию представителей групп водорослей, характерных для территории Украины, особенно относящихся к редко распространенным в природе и исчезающим видам, а также культур, перспективных с точки зрения биотехнологии, биоиндикации и биотестирования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова О. В. Деякі особливості угруповання видів роду *Dunaliella* Teod. із бактеріями в культурі // Укр. бот. журн. 1986. Т. 43. № 4. С. 60—63.

Борисова О. В. Вплив алкілсульфонату на ріст галофільних водоростей роду *Dunaliella* Teod. у культурі // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 5. С. 65—66.

Борисова О. В., Царенко П. М. Коллекция культур водорослей отдела споровых растений Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (IBASU-A) // Альгология. 1997. Т. 7. № 4. С. 431—439.

Борисова О. В., Царенко П. М. Коллекция культур водорослей IBASU-A — основа для сохранения альгогенофонда Украины // Микология, криптогамная ботаника в России: традиции и современность. Тр. междунар. конф. (С.-Петербург, 24—28 апреля 2000 г.). СПб., 2000. С. 408—409.

Вассер С. П., Юнгер В. П., Терещук О. А. Коллекция штаммов водорослей отдела споровых растений Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР (IBASU-A) // Коллекции микроводорослей в СССР (списки культур) / Под ред. В. Е. Семененко. Пущино, 1988. С. 92—98.

Ленова Л. И., Ступина В. В., Ставская С. С., Царенко П. М. Избирательная устойчивость водорослей к некоторым компонентам сточных вод // Альгология. 1991. Т. 1. № 1. С. 69—74.

Масюк Н. П. Морфология, систематика, экология, географическое распространение рода *Dunaliella* Teod. Киев, 1973. 244 с.

Масюк Н. П., Терещук О. А. Коллекция культур водорослей Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР // Культивирование коллекционных штаммов водорослей. Межвузовский сб. / Под ред. Б. В. Громова. Л., 1983. С. 104—114.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс) / Пер. с англ. СПб., 1996. 191 с.

Царенко П. М., Вассер С. П. Краткий анализ альгофлоры Украины. Разнообразие водорослей Украины // Альгология. 2000. Т. 10. № 4. С. 6—18.

Царенко П. М., Петлеванный О. А. Дополнение к разнообразию водорослей Украины. Киев, 2001. 130 с.

Царенко П. М., Вассер С. П., Нево Э., Криенец Л. Новые виды *Chlorococcales* (*Chlorophyta*) для флоры Израиля // Альгология. 1996. Т. 6. № 3. С. 295—302.

Юнгер В. П., Терещук О. А. Музей культур водоростей відділу спорових рослин Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного АН УРСР // Укр. бот. журн. 1990. Т. 47. № 5. С. 64—69.

Юнгер В. П., Терещук О. А. IBASU-A — Коллекция штаммов водорослей отдела споровых растений Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР // Каталог культур микроводорослей в коллекциях СССР. М., 1991. С. 126—144.

An S. S., Friedl T., Hegewald E. Phylogenetic relationships of *Scenedesmus* and *Scenedesmus*-like coccoid green algae as inferred from JTS-2 rDNA sequence comparisons // Plant Biol. 1999. Vol. 1. P. 418—428.

Apt K. E., Behrens P. W. Commercial developments in microalgal biotechnology // J. Phycol. 1999. Vol. 35. N 2. P. 215—226.

Borisova E. V., Tsarenko P. M. The effect of accompanying bacteria on the frequency of unicells in cultures of some *Scenedesmus* species // Algolog. Stud. 1999. N 92. C. 47—56.

Hegewald E. New combinations in the genus *Desmodesmus* (*Chlorophyceae, Scenedesmaceae*) // Algolog. Stud. 2000. N 96. P. 1—18.

Metting F. B. Jr. Biodiversity and application of microalgae // J. Ind. Microbiol. 1996. Vol. 17. P. 477—489.

Starr R. C., Zeikus J. A. UTEX — the culture collection of algae at the University of Texas at Austin // J. Phycol. 1993. Vol. 29. (Suppl). P. 1—106.

Tsarenko P. M., Hegewald E., Krienitz L. LM and SEM studied of *Scenedesmus* of Lake Tollense (Baltic Lake District, Germany) // Algolog. Stud. 1996. N 82. P. 13—36.

SUMMARY

Additional information is given on IBASU-A, the collection of algal cultures of the Department of Spore Plants in N. G. Kholodny Institute of Botany (National Academy of Sciences of Ukraine). Its volume has considerably increased in the last ten years. The list is representetive of halophilic and freshwater algae species, with the number of their strains, currently maintained in the collection.

УДК 069.51 : 582.669.2 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 5

© Г. А. Лазьков

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ СРЕДНЕАЗИАТСКИХ ВИДОВ *LYCHNIS*, *MELANDRIUM*, *PHYSOLYCHNIS*, *SILENE* (*CARYOPHYLLACEAE*), ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА РАН (LE)

G. A. LAZKOV. TYPE SPECIMENS OF CENTRAL ASIAN SPECIES OF GENERA *LYCHNIS*, *MELANDRIUM*, *PHYSOLYCHNIS*, *SILENE* (*CARYOPHYLLACEAE*) IN THE HERBARIUM OF KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (LE)

Биолого-почвенный институт НАН КР, Лаборатория флоры, Гербарий (FRU)
Бишкек
Поступила 17.01.2001

Приведены сведения о типовых образцах среднеазиатских видов *Lychnis*, *Melandrium*, *Physolychnis*, *Silene*, хранящихся в Гербарии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (LE). Проведена лектотипификация ряда видов.
Ключевые слова: типовые образцы, Средняя Азия, *Caryophyllaceae*, *Lychnis*, *Melandrium*, *Physolychnis*, *Silene*.

В статье приводятся сведения о типовых образцах (типы, изотипы, лектотипы) среднеазиатских видов *Lychnis*, *Melandrium*, *Physolychnis*, *Silene*, хранящихся в Гербарии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (LE). Паратипы приводятся в том случае, если другой типовой материал в Гербарии LE отсутствует. Проведена лектотипификация ряда видов. Если ранее был выбран лектотип, то этикетки синтипов не цитируются. Хотя этикетки изотипов и изолектотипов часто отличаются рядом деталей, они условно считаются одинаковыми, если растения относятся к одному сбору. Для типовых образцов цитируется текст оригинальной этикетки. В случае, когда прочитать этикетку полностью невозможно, в местах пропуска текста поставлено многоточие. Для названий, впервые рассматривающихся автором данной работы как синонимы, приводятся приоритетные названия.

Lychnis tristis Bunge, in Ledeb. 1830, Fl. Alt. 2 : 184.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «in summa alpe Aigula..., VII, Bunge» (LE!, cum iso. 2!).

L. sordida Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15 : 170.
Lectotypus (Губанов и др., 1998): «In pratensibus subalpinis Alatau ad fl. Sarchan, N 1299, 1841, Karelin et Kiriloff» (MW!, iso. 20 LE!).

Melandrium adenophorum Schischk. 1936, Фл. СССР, 6 : 705, 890.
Typus: «Ошский уезд, ур. Ойтал, № 164, 14 VI 1913, О. Кнорринг» (LE!, cum iso. 1!).

M. erubescens Schischk. 1936, Фл. СССР, 6 : 706, 890.
Typus: «Hissar, Choschbulak, in decliv. orient. montium Gasi-Mailik, inter fluvios Kafirnian-Wachsch, 5000′, 4—17 IV 1883, A. Regel» (LE!).

M. longicarpophorum Kom. 1896, Тр. Петерб. общ. естествоисп. 26 : 132.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Flora Seravschanica, glacies alternas Seravsch., alt. 8500 pd., V. Komarov» (LE!).

M. ovalifolium Regel et Schmalh. 1882, Изв. общ. любит. естеств. антроп. этногр., 34, 2 : 15.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Заравшанская долина, гора Наубид близ Варзаминора, 4500′—8500′, 9 VI 1870. О. Федченко» (LE!).

M. songaricum Fisch., C. A. Mey. et Ave-Lall. 1843, Index Sem. Hort. Petropol. Suppl. 9 : 14.

Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «...Alatau,... Ispuli, 26 VII 1841, A. Schrenk» (LE!, cum iso. 6!).

Physolychnis gonosperma Rupr. 1869, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys.-Math.). (Sert. Tianschan.), Ser. 7, 15 : 41.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «In regione alpina jugi Thian-Schan, Taschrobat pass. Maienwand, 4 VIII 1867, F. Osten-Saken» (LE!).

Silene adenopetala Raik. 1923, Бот. матер. (Ленинград), 4 : 169.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Сырдарьинск. обл., Чимкентск. у., горы Ак-баш-тау, р. Донгуз (с. Трехсвятское), зона альпийск. скалист. ксерофитов, № 8237, 12 VIII 1921, Р. Аболин, М. Попов» (LE!).

S. acutidentata Bondar. et Vved. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 323.
Typus: «Западный Тянь-Шань, горы Каратау, мелкоземисто-щебнистый СЗ склон Карасай, h—1000 m, 12 VI 1934, № 457, А. Пятаева» (TASCH).
Paratypi: «Западный Тянь-Шань, горы Каратау, щебнисто-мелкоземистый зап. ск. к ур. Булюк-джон, 25 VI 1934, № 415, А. Пятаева; Туркестанск. район, горы Каратау, урочище Балкчи, каменистые обнажения вершин над ущельем Ак-сай, № 409, 5 V 1930, S. Lipschitz» (LE!).

S. alexandrae B. Keller, 1912, Тр. общ. естествоисп. (Казань), 44, 5 : 72.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Кальджирская долина по левую сторону реки Кальджира, Чиганчий, сланцевые горы, 22—23 VI 1908, Б. Келлер» (LE!, cum iso. 6!).

S. anisoloba Schrenk, 1844, Bull. Phys.-Math. Acad. Sci. Petersb. 2 : 198.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Ulutau..., N 718, 30 V 1842, [A. Schrenk]» (LE!, cum iso. 4!).

S. aprica Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey. 1835, Index Sem. Hort. Bot. Petropol. 1 : 38. — *Melandrium apricum* (Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey.) Rohrb. 1868, Monogr. Silene: 231; Лазьков, 1991, Изв. АН РК, 4 : 44.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Ircutia, 1828, [Турчанинов]» (LE!, cum iso. 6!).

S. balchaschensis Schischk. 1937, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 3 : 176.
Typus: «Каз. АССР, северное Прибалхашье, побережье залива Бертыс, полынно-баялычевая пустыня, 2 VI 1935, Н. Рубцов» (LE!).

S. baldshuanica B. Fedtsch. 1908, Allg. Bot. Zeitschr. 14 : 1.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Baldshuan, V 1883, 3000′, A. Regel» (LE!, cum iso. 6!).

S. bobrovii Schischk. 1936, Фл. СССР, 6 : 889.
Typus: «Туркменистан, хр. Кугитанг, подъем от кишл. Кугитанг, мелкоземистые участки, 2600 м, 23 VIII 1928, E. Bobrov» (LE!).

S. bucharica M. Pop. 1916, Почв. экспед. бас. рек Сыр-Дарьи и Аму-Дарьи, 2 : 43.
Lectotypus (Введенский, in sched. herb. LE; Лазьков, hoc loco): «Бухара, Гиссар, перев. Сакка-хана, к сев.-вост. от Дашнабада, 7000′, 3340, 24 VI 1898, В. Липский» (LE!).

S. caucasica (Bunge) Boiss. var. *pamirensis* H. Winkl. 1902, Vid. Meddel. Dansk. Naturh. Fören. Kjöbenhavn.: 47. — *S. pamirensis* (H. Winkl.) Preobr. ex Schischk. 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, 2 : 149.
Lectotypus (Шишкин, 1936): «Pamir, prope lacus Jashil Kul, in planitie arida, alt. 3800 m, N 844, 21 VII 1898, O. Paulsen» (LE!).

S. caudata Ovcz. 1968, Фл. Тадж. ССР, 3 : 566, 663.
Typus: «Бухара, Каратегин, хребет Петра Великого, сев. склон, по р. Зери-Заминг, 9540′, № 3339, 17 VII 1897, В. Липский» (LE!)

Примечание. По-видимому, вид описан по образцу с редким уродством: на верхушке зубцов чашечки имеются продолговатые выросты.

S. chaetodonta Boiss. 1842, Diagn. Sp. Or. Nov., sér. I. 1 : 39.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Persia australis, N 4223, Aucher-Eloy» (G; iso. LE!).

S. claviformis Litv. 1907, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 3 : 99.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Turcomania, pr. Ashabad, in montosis ad fontes fl. Aschabadka, N 734, 3 V 1898, D. Litwinow» (LE!).

S. crispans Litv. 1907, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 3 : 102.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Turcomania, in montibus pr. Gaudan, N 735, 29 V 1898, D. Litwinow» (LE!, cum iso. 2!).

S. excedens Bondar. et Vved. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 324.
Typus: «Узбекская ССР, на скалах гор Чульбаир выше кишл. Сина, N 147, 18 VI 1929, А. Введенский» (TASH; iso. 4 LE!)

S. fedtschenkoana Preobr. 1921, Бот. матер. (Ленинград), 8 : 30.
Lectotypus (Шишкин, 1936; Лазьков, hoc loco): «Западный Тянь-Шань, долина р. Афлатун при спуске с перевала Акчичек, 24 VIII 1902, Б. Федченко» (LE!, cum iso. 10!).

S. ferganica Preobr. 1921, Бот. матер. (Ленинград), 8 : 29.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Ферганская обл., Андижанск. у., Ничке-сай, № 568, 18 VI 1911, О. Кнорринг и З. Минквиц» (LE!, cum iso. 1!).

S. fetissovii Lazkov, 1993, Новости сист. высш. раст. 29 : 66.
Typus: «Киргизия, Чаткальский хр., речка Айбек, правый приток р. Падша-Ата, каменистые склоны, № 52, 25 VII 1974, В. Бочанцев» (LE!, cum iso. 1!).

S. fruticulosa Bieb. 1798, Tabl. Prov. Mer. Casp.: 115. — *S. suffrutescens* Bieb. 1800, Beschr. Land. Terek Casp.: 175, nom. illeg. superfl.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Ex montibus Schirvanensibus, 1796» (LE!).

S. gasimailikensis B. Fedtsch. 1908, Allg. Bot. Zeitschr. 14 : 2.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Ad viam inter Choschbulak et Jomut in decliv. orient. montium Gasimailik, 4—5000′, 8—20 V 1883, A. Regel» (LE!, cum iso. 4!).

S. gaudanensis Litv. 1907, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 3 : 102.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Turcomania, in monte Kular pr. Gaudan, N 731, 30 V 1898 D. Litwinow» (LE, cum iso. 2!).

S. gebleriana Schrenk, 1841, Enum. Pl. Nov. 1 : 91.
Lectotypus (Лазьков, 1998): «... Urdshar, 27 V 1840, A. Schrenk» (LE!, cum iso. 5!).

S. glaucescens Schischk. 1837, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 3 : 175.
Typus: «Uzbekistania, circulus Kokand, prope pag. Kanibadam, VI 1913, Z. Minkwitz» (?).
Paratypi: «Ферг. обл., Коканд. у., в местности Качим Дувана, 25 вер. к Ю. от Коканда, в предгорьях, 3 V 1912, Г. Вернер; в 1 км от к. Шайдан на ЮВ., галечниковые адыры, полынно-солянковая полупустыня, № 65, 1 VII 1931, О. Кнорринг, Л. Эмме (cum iso. 1!); Ферганская обл., Наманг. у., к СВ. от кишл. Шайдана, конгломератов. седлов. возвышенность, № 123, 11 VI 1912, О. Кнорринг» (LE!).

Примечание. Типового образца в гербарии LE обнаружить не удалось.

S. guntensis B. Fedtsch. 1902, Тр. Бот. муз. Акад. наук, 1 : 119.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Шугнан, Ривак-Ванкала, 30 VII 1901, B. Fedtschenko» (LE!, cum iso. 2!).

S. heptapotamica Schischk. 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2 : 145.

Typus: «Семиречен. обл., Копальский у., могильник Кожакан-Бабаевых (Чингильды-Карачеку), 12 VI 1909, В. Липский» (LE!, cum iso. 2!).

S. hissarica M. Pop. 1916, Почв. экспед. бас. рек Сыр- и Аму-Дарьи, 2 : 46.
Lectotypus (Лазьков, 1998): «Туркестан, Бухарские владения, Гиссарский хребет, в горах у Кош-Ассан, в верховьях р. Каратага, 13 VI 1915, М. Попов» (LE!, cum iso. !).

S. holopetala Bunge, 1830, in Ledeb. Fl. Alt. 2 : 142.
Lectotypus (Лазьков, 1998): «in locis siccis deserti ... — Jrtisch, N 210, VIII, C. Meyer» (LE!, cum iso. 4!).

S. holopetala Bunge var. *gavrilovii* Krassn. 1887, Список раст. собр. в Вост. Тянь-Шане, 30. — *S. gavrilovii* (Krassn.) M. Pop. 1925, Бюл. Среднеаз. унив. 9, прилож., часть 3—4 : 38.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «In montibus Ketmen, 1886, Krassnow» (LE!, cum iso. !).

S. incanescens Ovcz. 1968, Фл. Тадж. ССР, 3 : 554, 659.
Typus: «Горы Хобдун-тау, одна из вершин в восточной части гор близ кишлака Баз-тау на высоте 1200 м над ур. м., сильно каменистая почва (сланцы), 17 VI 1929, С. Кудряшов» (LE!).

S. incurvifolia Kar. et Kir. 1841, Bull. Soc. Nat. Moscou, 14, 3 : 391.
Lectotypus (Губанов и др., 1998): «In rupestribus deserti Soongoro-Kirghisici prope Ajagus, N 143, 1840, Karelin et Kiriloff» (LE!; cum iso. 11!).

S. indeprensa Schischk. 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 3 : 178.
Typus: «Средний Копетдаг, на каменистых склонах Чапандага, № 2393, 17 VII 1926, Березин» (LE!).

S. karaczukuri B. Fedtsch. 1909, Тр. Петерб. бот. сада, 28 : 469. (= *S. moorcroftiana* Royle ex Benth. 1834, Ill. Bot. Him. 1 : 79).
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Tagdumbasch-Pamir (terra chinensis), ad junitionem fl. Kara-czukur et Jetyk-su in rupibus borealis, 12500′ca, N 585, 17 VII 1901, Alexeenko» (LE!, cum iso. 2!).

S. kirgisensis Bajt. et Nelina, 1990, Изв. Акад. наук Каз. ССР, сер. биол. 4 : 84.
Typus: «Киргизский Алатау, верховья р. Кенкол, ущ. Ба...тал, выс. 3000 м, каменисто-щебн. склон, 29 VII 1985, Н. Нелина» (AA; iso. 1 LE!).

S. korshinskyi Schischk. 1936, Фл. СССР, 6 : 673, 889.
Typus: «Перевал между р. Каракуль и Майли-су, кам. почва, 9500′, 18 VIII [18] 95, S. Korshinsky» (LE!).

S. kudrjaschevii Schischk. 1936, Фл. СССР, 6 : 644, 888.
Typus: «Предгорья и низкие горы южнее г. Гузара, в горах Ак-таг, кишл. Кабатпак, в поясе распространения арчи, № 425, 2 VI 1935, С. Кудряшов» (LE!).

S. kulabensis B. Fedtsch. 1908, Allg. Bot. Zeitschr. 14 : 2.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «in monte Ala-kisrak ad orientem a Kulab, VI 1883, A. Regel» (LE!, cum iso. 5!).

S. kungessana B. Fedtsch. 1908, Allg. Bot. Zeitschr. 14 : 2.
Lectotypus (Лазьков, 1998): «Kungess, A. Regel» (LE!, cum iso. 4!).

S. kuschakewiczi Regel et Schmalg. 1877, Тр. Главн. бот. сада, 5 : 246.
Lectotypus (Лазьков, hoc. loco): «Pass Kastek pr. Wernoje, Kuschakewicz» (LE!, cum iso. 1!).

S. ladyginae Lazkov, 1993, Новости. сист. высш. раст. 29 : 67.
Typus: см. *S. neoladyginae* Lazkov.

S. leptocaulis Schischk. 1937, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 3 : 177.

Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Спуск от гребня Кугитанга против кишл. Маркуши, верхняя граница арчевого леса, № 582, 5 VII 1931, С. Невский» (LE!, cum iso. !).

S. leptopetala Schrenk, 1844, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 2 : 198.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «In collibus calcareis ad fl. Kara-Kingir, VI 1842, [A. Schrenk]» (LE!, cum iso. 2!).

S. lithophila Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15 : 167.
Lectotypus (Губанов и др., 1998): «In rupibus montium Alatau ad fl. Lepsa, nec non inter Bashkan et Sarchan, N 1287, 1841, leg. Karelin et Kiriloff» (LE!, cum iso. 28!).

S. litiginosa Schrenk, 1844, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 2 : 198.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Aus ... im Ulutau, V 1842 [A. Schrenk]» (LE!, cum iso. 4!).

S. litwinowii Schischk. 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2 : 140.
Typus: «Turcomania, ad fl. Daine-Ssu superiorem, N 729, 30 VII 1898, D. Litwinow» (LE!, cum iso. 1!).

Примечание. В протологе имеется опечатка — дата сбора типового образца указана 1 VIII 1898. В LE имеется образец полностью соответствующий описанию и с той же этикеткой, но собранный 30 VII 1898. По-видимому, он и является типом.

S. longicalycina Kom. 1896, Тр. Петерб. общ. естествоиспыт. 26 : 129.
Lectotypus (Введенский, 1959, in sched. herb. LE; Лазьков, hoc loco): «Flora Seravschanica, Vory, alt. 8000 pd., 19 VI 1892, V. Komarov» (LE!).

S. megalantha Bondarenko et Vved. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 325.
Typus: «Южный Таджикистан, горы Булион по дороге между кишл. Курбан-шаит и райцентром Дангара, 3 км к З. от кишл. Булион, каменистые склоны, № 1101, 9 VI 1960, В. П. Бочанцев, Т. Егорова» (LE!, cum iso. 2!).

S. michelsoni Preobr. 1919, Изв. Петерб. бот. сада, 19 : 13.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Бухарское ханство, Нилюх Сангардак, № 3542, 22 V 1913, А. И. Михельсон» (LE!).

S. monantha Bondarenko et Vved. 1917, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 324. (= *S. obtusidentata* B. Fedtsch. et M. Pop. 1916, Почв. экспед. бас. рек Сыр- и Аму-Дарья, 2 : 46, табл. 2).
Typus: «Самарканд. обл. и у., Кштут, к уг. копи, 20 V 1908, Федотов и Гольбек» (LE!).

S. nana Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15 : 169.
Lectotypus (Губанов и др., 1998): «In fossis arenosis Songoriae non procul a fonte Sassyk-pastau, N 1284, 1841, Karelin et Kiriloff» (MW!, iso. 20 LE!).

S. nevskii Schischk. 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2 : 146.
Typus: «Спуск от гребня Кугитанга против кишл. Маркуши, верхняя граница арчевого леса, № 588, 5 VII 1931, С. Невский» (LE!, cum iso. !).

S. nuratavica R. Kam. 1973, Бот. журн. 58, 5 : 628.
Typus: «Узбекистан, северный макросклон хр. Нуратау, окр. кишл. Синтоб, скалы, № 436, 24 VI 1971, В. Бочанцев, Р. Камелин» (LE!).

S. obovata Schischk. 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2 : 139.
Typus: «Зап. Тянь-Шань, верх. сая Испай, 1 IX 1928, О. Смирнова» (LE!, cum iso. !).

S. obtusidentata B. Fedtsch. et M. Pop. 1916, Почв. экспед. бас. рек Сыр- и Аму-Дарьи, 2 : 46, табл. 2.
Lectotypus (Коровина, 1981): «Самаркандская обл., Могол-Тау, гора Спа, № 806/2, 27 V 1915, М. Попов» (LE!).

S. odoratissima Bunge in Ledeb. 1830, Fl. Alt. 2 : 148.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «in sabulosi sterilibus ad fl. Irtisch (bei ...), 3 VI [1826, C. Meyer]» (LE!, cum iso. 5!).

S. olgae Regel et Schmalh. in Regel, 1882, Изв. общ. любит. естеств. антроп. этнографии, 34, 2 : 14, non Rohrb. 1870.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Кизил куму, между Дюсебаем и Коржуном, 14 V 1871, О. Федченко» (LE!, cum iso. !).

S. oreina Schischk. 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2 : 142.
Typus: «Заравшанская долина, гора Аксай, 2432′—6986′, 15 V 1869, О. Федченко» (LE!).

S. otites L. var. *media* Litv. 1902, Список раст. Герб. русск. фл. 19 : 3. — *S. media* (Litv.) Kleop. 1929, Вісн. Київ. бот. саду, 9 : 64.
Lectotypus (Крицько и др., 1999): «Близ города Екатеринослава, на песках, V 1899, И. Акинфиев» (LE!).

S. paranadena Bondarenko et Vved. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 325. (= *S. kudrjaschevii* Schischk. 1936, Фл. СССР, 6 : 644, 888).
Typus: «Prov. Samarkand, distr. Samarkand, ad declivia argillosa in montibus Nura-tau prope p. Schamaly, 24 V 1925, Popov» (TASCH; iso. LE!).

S. plurifolia Schischk. 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2 : 140.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Сев.-зап. склон Кугитанга, ущелье против кишл. Кугитанг, № 48, 4 VI 1931, С. Невский» (LE!).

S. praelonga Ovcz. 1968, Фл. Тадж. ССР, 3 : 552, 658.
Typus: «Таджикистан, сев. склон Туркестанского хр., левобережье р. Кшемыш, сыпучая осыпь в 2 км выше кишлака Кшемыш, *h* — 2100 м, № 120, 6 VII 1963, Абдусалямова» (TAD; iso. 2 LE!).

S. pseudoholopetala Lazkov, 1995, Бот. журн. 80, 11 : 105.
Typus: «Семиречен. обл., Копальский у., хр. Джунгарский Алатау, Копал, в ущелье Мураткина, № 1950, 8 VII 1909, В. Липский» (LE!, cum iso. 1!).

S. pseudotenuis Schischk. 1926, Бот. матер. (Ленинград), 6, 3 : 6.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Семиреч. обл., Джарк. у., р. Сумбе, среднее течение, степные холмы на китайской стороне, восточный склон, 9 VII 1912, В. Сапожников, Б. Шишкин» (LE!, cum iso. !).

S. pugionifolia M. Pop. 1916, Почв. экспед. бас. рек Сыр- и Аму-Дарьи, 2 : 46.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Система р. Чирчик, склоны долины р. Аксак-Ата около с. Кара-мазар, 19 V 1914, З. Минквиц» (LE, cum iso. !).

S. radians Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15 : 168.
Lectotypus (Губанов и др., 1998): «In arenosis Songoriae inter fontem Sassyk-pastau et montes Arganaty, N 1294, 1841, Karelin et Kiriloff» (MW!; iso. 34 LE!).

S. ruinarum M. Pop. 1926, Бюл. Среднеаз. унив. 12, прилож., часть 8—9 : 8.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Prov. Samarkand, distr. Samarkand, ad pedes humidos collis argillosi intra agros in valle fl. Zeravschan prope pag. Raim disposite, 20 V 1925, Popov» (LE!, cum iso. 2!).

S. samarkandensis Preobr. 1919, Изв. Петерб. бот. сада, 19 : 10.
Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Flora Seravschanica, Iskander kul, зона Juniperus, alt. 7000 pd., 20 VI 1892, V. Komarov» (LE!).

S. samarkandensis Preobr. subsp. *conformifolia* Preobr. 1919, Изв. Петерб. бот. сада, 19 : 10. — *S. conformifolia* (Preobr.) Schischk. 1936, Фл. СССР, 6 : 604.
Lectotypus: (Иконников, in sched. herb. LE; Лазьков, hoc loco): «Flora Serawschanica, Langlif, alt. 9000 pd., 1 VIII 1893, V. Komarow» (LE!).

S. sarawschanica Regel et Schmalh. in Regel, 1882, Изв. общ. любит, естеств. антроп. этнографии, 34, 2 : 14.

L e c t o t y p u s (Лазьков, hoc loco): «Заравшанская долина, Ярбаш, 1260′, 1 V 1869, О. Федченко» (LE!).

S. scabrifolia Kom. 1896, Тр. Петерб. общ. естествоисп. 26 : 129.

L e c t o t y p u s (Лазьков, 1998): «Sarawschan Gebiet, Berge von Kschtut, 5—7000′, 19 VI—1 VII 1882, A. Regel» (LE!).

S. schugnanica B. Fedtsch. 1902, Тр. Бот. муз. АН СССР, 1 : 119.

L e c t o t y p u s (Лазьков, 1998): «Шугнан, Ривак-Ванкала, 30 VII 1901, Б. Федченко» (LE!, cum i s o. 2!).

S. semenovii Regel et Herd. 1866, Bull. Soc. Nat. Moscou, 39, 1 : 536.

L e c t o t y p u s (Лазьков, hoc loco): «Alatau transiliensis am Talgar-Flusse, 3000′, Semenov» (LE!, cum i s o. !).

S. suaveolens Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15 : 168.

L e c t o t y p u s (Губанов и др., 1998): «In argillosis Songoriae inter rivulum Ai et fontem Sassyk-pastau, N 1289, 1841, Karelin et Kirilov» (MW!; iso. 12LE!).

S. sussamyrica Lazkov, 1991, Изв. АН Кирг. ССР, 4 : 43.

T y p u s: «Киргизия, хр. Молдотау, левый берег реки Кокомерен ниже ее слияния с р. Джумгол, гранитные скалы, № 266, 11 VIII 1974, В. Бочанцев» (LE!).

S. stenantha Ovcz. 1968, Фл. Тадж. ССР, 3 : 541, 656.

T y p u s: «Таджикистан южн., 10 км Ю-Ю-В г. Кабадиан (Микоянобад), г. Таги-Камар (к югу от Ходжа-Казьяна), 800 м, щебн.-камен. склоны, № 416, 1 VI 1962, Ю. Сосков, И. Шибкова, Х. Исматова» (TAD; i s o. 2 LE!).

S. tenerrima M. Pop. 1916, Почв. экспед. бас. рек Сыр- и Аму-Дарьи, 2 : 40, non Presl. 1822. (= *S. popovii* Schischk. 1936, Фл. СССР, 6 : 659, табл. 39, рис. 5).

L e c t o t y p u s (Лазьков, hoc loco): «Самаркандская обл., Самаркандский уезд, Аман-Кутан, лесничество, несколько выше, 19 IV 1915, № 324, О. и Б. Федченко» (LE!, cum i s o. 1!).

S. tianschanica Schischk. 1940, Бот. матер. (Ленинград), 8 : 56.

T y p u s: «Каз. ССР, Заилийский Алатау, горы Турайгыр (водораздел Чилик-Чарын), скалы, 13 VIII 1937, М. Попов, В. Голоскоков» (LE!).

S. trajectorum Kom. 1896, Тр. Петерб. общ. естествоисп. 26 : 128.

L e c t o t y p u s (Лазьков, 1998): «Gusun pass., alt. 9500 pd., 3 VIII 1892, морены, V. Komarov» (LE!).

S. trajectorum Kom. var. *schischkinii* M. Pop. 1928, Список раст. Герб. фл. Ср. Азии, 19, № 472. — *S. schischkinii* (M. Pop.) Vved. 1953, Фл. Узбекист. 2 : 392.

L e c t o t y p u s (Лазьков, 1998): «Tian-Schan occidentalis, ad declivia saxosa sub cacumine montis Tschimgan Majoris, 11 VIII 1926, Baranov et Rajkova» (LE!, cum i s o. 2!).

S. tomentella Schischk. 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2 : 144, рис. 4.

T y p u s: «Каракалпакские Кызылкумы, горы Ак-тау, щебнистые наносы, № 102, 19 V 1932, Ф. Русанов» (LE!).

S. turcomanica Schischk. 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2 : 143, рис. 4, non Kleop. 1936. — *S. chopandagensis* Bondar. et Vved. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 260.

T y p u s: «Туркменистан, Центральный Копетдаг, подъем на верш. Чапан-Даг, у снежника, 2300 m, № 653, 14 VII 1928, B. Fedtschenko, E. Bobrov, A. Jarmolenko et N. Gontscharov» (LE!, cum i s o.).

S. turcomanica Kleop. 1936, Бот. журн. АН УРСР, 9 (17) : 108.

L e c t o t y p u s (Лазьков, hoc loco): «Regio transcaspica, Kisil Arwat, Karakala, in pratis subalpinis montis Sundsodagh, N 1725, 18 V 1901, P. Sintensis» (LE!, cum i s o. !).

S. turgida Bieb. ex Bunge, 1835, Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys.-Math.) 6, 2 : 545.

Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «ex Sibiria, Salesow» (LE!).

Примечание. Для Средней Азии вид приводится впервые по следующим материалам: «Семипал. обл., Зайсанск. у., горы Окпекты, вершина, скалы, 25 VI 1914, В. Сапожников, В. Генина».

S. turkestanica Regel, 1873, Тр. Петерб. бот. сада, 2 : 436.

Lectotypus (Введенский, in sched herb. LE; Лазьков, hoc loco): «Ex horto bot. Petropolitano, N 73.6» (LE!).

S. turkestanica Regel et Schmalh. 1882, Изв. общ. любит. естествозн. антроп. и этнографии, 34, 2 : 13, non Regel, 1873.

Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Каракская степь, 16 V 1872, О. Федченко» (LE!).

S. vicsidula Kom. 1896, Тр. Петерб. общ. естествоисп. 26 : 129, non Franch. 1886. (= *S. komarovii* Schischk. 1936, Фл. СССР, 6 : 678).

Lectotypus (Лазьков, hoc loco): «Flora Seravschanica, Varsout, alt. 8000 pd., 20 VII 1892, V. Komarov» (LE!).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Губанов И. А., Багдасарова Т. В., Баландина Т. П. Научное наследие выдающихся русских флористов Г. С. Карелина и И. П. Кирилова. М., 1998. 95 с.

Коровина О. Н. Методические указания к систематике растений. Л., 1981. 207 с.

Крицько Л. Г., Федорончук М. М., Царенко О. М., Шевера М. В. Виды судинных рослин, описаних з України: Родина *Caryophyllaceae*. Juss. // Укр. бот. журн. 1999. Т. 56. № 4. С. 402—410.

Лазьков Г. А. Обзор секции *Holopetalae* рода *Silene* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 89—95.

Шишкин Б. К. Новые виды сем. *Caryophyllaceae* флоры СССР // Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1. Флора и систематика высших растений. М.; Л., 1936. Вып. 2. С. 133—150.

SUMMARY

Data are presented on the type specimens of the Central Asian representatives of the genera *Lychnis*, *Melandrium*, *Physolychnis*, *Silene* kept in the Herbarium of Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences (LE). Some lectotypes are designated. Some specific names are reduced to synonyms for the first time. *Silene turgida* Bieb. ex Bunge is indicated as a new record for the Central Asia.

© М. С. Новоселова

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ТАКСОНОВ СЕМЕЙСТВА *CYPERACEAE* ВОСТОЧНОЙ АЗИИ, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА РАН (LE)

M. S. NOVOSELOVA. TYPE SPECIMENS OF THE FAMILY *CYPERACEAE* TAXA FROM EAST ASIA, KEPT IN THE HERBARIUM OF KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (LE)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: novosel@herb.bin.ras.spb.ru
Поступила 25.04.2000
Окончательный вариант получен 13.12.2001

Приведены типовые экземпляры 26 таксонов сем. *Cyperaceae*, описанных с территории Китая и п-ова Корея и принадлежащих к родам *Carex*, *Kobresia* и *Scirpus*. Для 5 таксонов выбраны лектотипы.
Ключевые слова: *Cyperaceae*, Китай, п-ов Корея, типификация.

Настоящая статья является результатом исследований типовых материалов по таксонам сем. *Cyperaceae* зарубежной Восточной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (LE). Приводятся типовые образцы (26 таксонов), собранные на территории Китая (вне пределов Центральной Азии, в понимании В. И. Грубова (1963)) и п-ова Корея. Данные изложены по следующей схеме: 1) номенклатурная цитата типифицируемого названия; 2) принятое в настоящее время название; 3) текст этикетки типового образца с указанием категории типа, количества листов (если их больше одного) и крупного региона сбора; 4) место хранения голотипа (в случаях, когда в LE имеется только изотип); 5) цитата locus classicus из протолога (в необходимых случаях); 6) примечания.

Carex allivescens V. Krecz. 1946, Бот. мат. (Ленинград), 9, 4—12 : 190.

Holotypus: Северо-Западный Китай, «China borealis: prov. Kansu occidentalis, ad monasterium Dshoni, 31 V 1885, [fl.], G. N. Potanin».

По протологу: «Kansu occidentalis Sinarum: ad monasterium Dshoni, solo humido. 3 V 1885, G. Potanin legit».

Примечание. Различие в дате сбора на этикетке голотипа и в протологе, вероятно, объясняется опечаткой при публикации.

На этикетке имеется сделанная рукой В. И. Кречетовича надпись «*Carex allivescens* V. Krecz. sp. nov. (12 IX 1940)», а на листе — черновая этикетка на русском языке: «Джони, 31 мая 1885».

Помимо голотипа в LE хранятся 2 паратипа.

Carex anomoea Hand.-Mazz. 1936, Symb. Sin. 7, 5 : 1267.

Lectotypus (Новоселова, hoc loco): Юго-Западный Китай, «Prov. Yünnan bor.-occid.: In regionis temperatae prope vicos Bödö (Peti) ad austro-orient. pagi Dschungdien («Chungtien») topho foutis supra vic. Guto. Substr. calceo; alt. s. m. ca. 2765 m. 4 VIII 1914, [fr.], N 4472 (Diar. N 714), Dr. Heinr. Frh. v. Handel-Mazetti» (LE).

Carex chinganensis Litv. 1908, Список раст. Герб. русск. фл. 6 : 135, № 1941.
(= *C. chloroleuca* Meinsh. fide T. B. Егорова, 1999, Осоки России: 316).

Lectotypus et isolectotypus (Новоселова, hoc loco): Северо-Восточный Китай, «Mandshuria occidentalis. Montes Chingan pr. stationem viae ferreae ejusdem nominis. In silva. 1 VII 1902, N 1941, [fr.], D. Litwinow» (LE).

Carex collimitanea V. Krecz. 1946, Бот. мат. (Ленинград), 9, 4—12 : 195.

Holotypus: Центральный Китай, «China: Prov. Hupeh. Recd. III 1889, [fr.], Dr. Aug. Henry».

По протологу: «China, prov. Hupeh, Dr. A. Henry (probabiliter ex Ratung (n. 6103))».
Примечание. На листе имеется карандашная пометка «probab. n. 6103».

Carex crebra V. Krecz. 1946, Бот. мат. (Ленинград), 9, 4—12 : 190.
Holotypus et isotypus: Северо-Западный Китай, «China borealis: prov. Kansu occidentalis, ad monasterium Dshoni in fruticetis, 6 VI 1885, [fl.], G. N. Potanin».

Carex dielsiana var. *pallidior* Hand.-Mazz. 1936, Symb. Sin. 7, 5 : 1267.
Isotypus: Юго-Западный Китай, «Prov. Setschwan austro.-occid.: Prope vicum Kalapa, 27°40′, inter oppidum Yenyüen et castellum Kwapi in regionis temperatae fovea profunda. Substr. calceo; alt. s. m. ca. 2800 m. 17 V 1914, N 2302 (Diar. N 463), [fl.], Dr. Heinr. Frh. v. Handel-Mazetti».
Holotypus: W.

Carex erythrobasis H. Lév. et Vaniot, 1908, Feddes Repert. 5 : 240.
Isotypus: п-ов Корея (о-в Чеджудо), «Plantae Coreanae. Habitat in silvis Quelpaert, in petrosis et rupibus, 1000 [m], V 1907, [fr.], N 2278, leg. U. Faurie».
Holotypus: P.

Carex hallaisanensis H. Lév. et Vaniot, 1908, Feddes Repert. 5 : 240.
(= *C. erythrobasis* H. Lév. et Vaniot fide 1976, Flora Coreana, 7 : 389).
Isotypus: п-ов Корея (о-в Чеджудо), «Plantae Coreanae. Habitat in silvis Hallaisan, VI 1907, [fr.], N 2257, leg. U. Faurie».
Holotypus: P.

Carex hancockiana Maxim. 1879, Bull. Soc. Nat. Moscou, 54, 1 : 66.
Lectotypus (Егорова, 1985): Северный Китай, «Fl. Pekin, Pohua-shan, VI 1877, [fr.], Dr. Bretschneider».
Syntypus: Северный Китай, «China, in m. Siao-Wutae shan (ultra 10 m!) 250 stad. a Pekui ad W. 1876, [fr.], Hancock».

Carex jaluensis Kom. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 20 : 369.
Holotypus: п-ов Корея, «Flumen Amnok-Gan-Jalu-dsian. Koreae septentrionalis district. Sam-su. In valle fl. Jalu prope Sang-su-u, ad ripas rivuli. 5 VII 1897, [fr.], V. L. Komarow [Komarov]».

Carex komarovii V. Krecz. 1937, Бот. мат. (Ленинград), 7, 2 : 33.
Holotypus: п-ов Корея, «Flumen Tumin-Gan. Koreae septentrionalis provincia Cham-gion. In paludosis ad trajectum Abuzsa Kogar (5000′). У перевала Абуцза между бассейнами Тумына и Ялу. 19 VI 1897, [fr.], V. L. Komarow [Komarov]».
Примечание. В LE хранятся 3 паратипа.

Carex koreana Kom. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 446.
(= *C. ledebouriana* C. A. Mey. ex Trev. subsp. *tenuiformis* (H. Lév. et Vaniot) T. Egorova fide Т. В. Егорова, 1999, Осоки России: 347).
Holotypus: п-ов Корея, «Flumen Tumin-Gan. Koreae Septentrionalis Provincia Ken-song, districtum Mu-sang. In silva primaeva (Abietina) ad trajectum Czaur-ien. 22 V 1897, [fr.], V. L. Komarov».
По протологу: «Legi: 24/V 1897. In silvis primaevis jugi Koreani ad trajectum Czao-rien; Koreae septentr. provincia Keng-son, district. Musang».
Примечание. Различие в датах на этикетке голотипа и в протологе, вероятно, объясняется ошибкой при публикации.

Carex latitans H. Lév. et Vaniot, 1908, Feddes Repert. 5 : 240.
(= *C. maculata* Boott fide Ohwi, 1936, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. ser. B, 11, 5 : 435).
Isotypus: п-ов Корея, «Plantae Coreanae. Habitat in uliginosis Mokpo, V 1907, [fl.], N 2296, leg. U. Faurie».
Holotypus: P.

Carex metallica H. Lév. 1908, Feddes Repert. 5 : 240.

Isotypus: п-ов Корея (о. Чеджудо), «Plantae Coreanae. Habitat in petrosis secus torrentes Quelpaert, V 1907, [fr. immat.], N 2261, leg. U. Faurie».

Holotypus: P.

Carex mira Kük. var. *obovato-oblonga* Ohwi, 1930, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. Ser. B, 5, 3 : 254.

(= *C. mira* Kük. fide 1976, Flora Coreana, 7 : 386).

Isotypus: п-ов Корея, «Plantae Coreanae. Habitat in montibus Ouen-San, VII 1906, [fr. immat.], N 1335, leg. U. Faurie».

Holotypus: KYO.

Carex peiktusani Kom. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 445.

Lectotypus (Егорова, 1999): п-ов Корея, «in paludibus herbosis planitiei elevata Peischan ad trajectum Abuzsa Kogar. Koreae septentr., 19 VI 1897, [fl. et fr. immat.], Komarov».

Syntypus: п-ов Корея, «in paludibus herbosis et ad ripas rivulorum in planitiei elevata Peischan vel Peiktusan ad trajectum Abuzsa Kogar. Koreae septentr. provincia Kensong, 21 VI 1897, [fr.], Komarov».

Carex planiculmis Kom. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 448.

Lectotypus (Егорова, 1999, «typus»; Новоселова, hoc loco): Северо-Восточный Китай, «Provincia Kirinensis, districtum Ninguta (inter Molincho et Ninguta), in silva vetusta abietina prope Taimagou, 30 VI 1896, [fr.], V. L. Komarow [Komarov]» (LE).

Syntypus: п-ов Корея, «Koreae septentrionalis provincia Pen-nian, flumer Amnok-Gan=Jalu dsian. In valle fl. Amnok ad ostium fl. Czan-dschingan, 11 VIII 1897, [fr.], V. L. Komarow [Komarov]».

Syntypus: Северо-Восточный Китай, «Provincia Kirinensis, districtum Omoso, леса перевала Тьен-гуан-цай-лин на пути из г. Омосо в г. Гирин, 12 VIII 1896, [fr.], V. L. Komarow [Komarov]».

Carex remotiformis Kom. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 444 («remotaeformis»).

(= *C. remotiuscula* Wahlenb. fide Т. В. Егорова, 1999, Осоки России: 540).

Lectotypus (Новоселова, hoc loco): п-ов Корея, «Koreae septentr. In rupibus humidis umbrosis in silvis prope trajectum Peksanien. Via ex oppidulo Samsu in opp. Chuczan, 5 VIII 1897, [fr.], V. L. Komarow [Komarov]» (LE).

Carex tuminensis Kom. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 444.

Lectotypus (Егорова, 1999): п-ов Корея, «in herbosis ripariis fl. Kursin buri, fl. Tumin gan (supra oppid. Musang) influentis, prope Czan pen. Korea septentr., 10 VI 1897, [fr. immat.], Komarov».

Syntypus: п-ов Корея, «flumen Tumin Gan. Koreae septentrionalis provincia Kensong. In herbosis ripariis fl. Kursin buri, prope Pekapen, 6 VI 1897, [fl. et fr. immat.], V. L. Komarow [Komarov]».

Syntypus: п-ов Корея, «in herbosis ripariis rivulorum vallis Segelsu-Korani, Korea septentr. prov. Kensong, bass. fl. Tumin-gan, 16 VI 1897, [fl. et fr.], Komarov».

Carex ussuriensis Kom. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 443.

Lectotypus (Егорова, 1999): российский Дальний Восток, «in cedretis circa Kasansky. Кедровник кругом Любавинского прииска в Буреинских горах, 12 VI 1895, [fr.], V. L. Komarov».

Syntypus: п-ов Корея, «flumen Tumin-Gan. Koreae septentrionalis provincia Kensong, districtus Musang. In silvis umbrosis muscosis vallis Segelsu Korani, 18 VI 1897, [fr.], V. L. Komarow [Komarov]».

Syntypus: Северо-Восточный Китай, «Provincia Kirinensis, districtum Ninguta. In silva primaeva prope Taimagou in via ad Ningutam, 30 VI 1896, [fr.], V. L. Komarow [Komarov]».

По протологу: «Legi: 1) 13/VI 1895. Prope Kasanski Priisk in valle fl. Sutar, provincia Amurensis, montes Burejae. ... 4) 30/VI 1896. In silvis prope Tai-magou et trajectum Czan-lin; provincia Kirin, distr. Ninguta. ... 6) 18/VI 1897. In valle fl. Segelsu fl. Tumin-gan decursu super. influentis; Koreae septentr. prov. Keng-son, district. Musang. ...».

Примечание. Лектотип хранится в LE в секторе Сибири и Дальнего Востока. Разница в датах на этикетке лектотипа и в протологе, по-видимому, объясняется ошибкой при публикации.

Carex wallichiana Presc. ex Nees var. *miyabei* (Franch.) Kük. f. *glabrescens* Kük. 1909, in Engler, Pflanzenr. 38 : 749.

(= *Carex glabrescens* (Kük.) Ohwi, 1931, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. Ser. B, 6, 5 : 245).

Lectotypus (Егорова, 1999): п-ов Корея, «Plantae Coreanae. Habitat in herbidis Kan-ouen-to, 28 VI 1901, [fr.], N 947, leg. U. Faurie».

Carex xiphium Kom. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 446.

Lectotypus (Егорова, 1999): российский Дальний Восток, «in sylvis paludosis circa Radde. Леса в окр. станицы Радде, 5 VI 1895, [fr.], V. L. Komarov».

Syntypus: п-ов Корея, «in silvis abietinis muscosis inter trajecta Abuzsa Kogar et Czongai-ien. Koreae septentr., prov. Kensong, 21 VI 1897, [fr.], Komarov».

Примечание. Лектотип хранится в LE в секторе Сибири и Дальнего Востока.

Kobresia kuekenthaliana Hand.-Mazz. 1920, Anzeig. Akad. Wiss. (Wien), 57 : 290; id. 1936, Symb. Sin. 7, 5 : 1258.

Isotypus: Юго-Западный Китай, «Prov. Setschwan austro.-occid.: In jugi Schao-schan ad mer.-orient. urbis Ningyüen regione calide temperata, in turfo. Substr. arenaceo; alt. s. m. ca. 2700 m. 15 IV 1914, N 1375 (Diar. N 343), [fl.], Dr. Heinr. Frh. v. Handel-Mazetti».

Holotypus: W.

Kobresia microstachya N. A. Ivanova, 1939, Бот. журн. 24, 5—6 : 488.

Holotypus et isotypus: Юго-Западный Китай, «Prov. Yünnan bor.-occid.: In montium ad septentriones urbis Lidjiang («Likiang») sitorum regione frigide temp. in via Yungning ducente, turfosa sicca obduceus infra pratum Mahaidse 27°30′. Substr. calceo; alt. s. m. ca. 3600 m. 13 VII 1915, N 7038 (Diar. N 1262), [fr.], Dr. Heinr. Frh. v. Handel-Mazzetti».

Kobresia pusilla N. A. Ivanova, 1939, Бот. журн. 24, 5—6 : 496.

Holotypus: Юго-Западный Китай, «Кам (Тибет): Бассейн Ян-цзы-цзян'а (р. Голубой), окр. селения Бана-Чокун, на мокрых лужайках по берегам речек, на перегное, высота 11 500 фут. а. в., 12 IV 1901, N 10, [цв.], В. Ф. Ладыгин».

Примечание. Помимо голотипа в LE имеются 2 паратипа.

Scirpus fuirenoides Maxim. var. *jaluana* Kom. 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 20 : 342.
(= *S. karuizawensis* T. Makino fide 1976, Flora Coreana, 7 : 269).

Lectotypus (Новоселова, hoc loco): п-ов Корея, «in pratis paludosis vallis fl. Jalu dsian=Amnokgan prope oppidulum Chudschu (Худжу)-ubi, Korea septentr. ad fines Mandschuria, 15 VIII 1897, [fl. et fr. immat.], Komarov» (LE).

Syntypus: п-ов Корея, «in pratis ad ripas (sinistr.) fl. Jalu prope Naran, Korea septentr. district. Samsu, 8 VII 1897, [fl.], Komarov».

Syntypus: п-ов Корея, «in pratis vallis fl. Jalu, decursu super. (ripa dextra) contra oppidulum Sesanpo (Сесанпо или Чинсан), Mandschuria ad fines Korea, 18 VII 1897, [fl.], Komarov».

Syntypus: п-ов Корея, «in pratis paludosis ad trajectum inter fl. Czan-dschingan (Чан душн ган) decursa maxime super. et fl. Amnok-gan=Jalu dsian, 10 VIII 1897, [fl. et fr. immat.], Komarov».

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49761).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грубов В. И. Введение // Растения Центральной Азии. М.; Л., 1963. Вып. 1. С. 5—69.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Санкт-Петербург, Сент-Луис, 1999. 772 с.

Егорова Т. В. Таксономические заметки о видах рода *Carex* L. (*Cyperaceae*) флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. 1985. Т. 22. С. 46—54.

Cyperaceae // Flora Coreana. Phyongyang, 1976. Vol. 7. P. 259—419.

Ohwi J. Cyperaceae Japonicae I // Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ. Ser. B. 1936. Vol. 11. N 5. 530 p.

SUMMARY

Type specimens of 26 taxa of the family *Cyperaceae* (genera *Carex*, *Kobresia* and *Scirpus*) described from China and Korea are cited. In 5 cases lectotypes are chosen.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 582.572

© Г. А. Фирсов, М. В. Баранова

О НОВОЙ НАХОДКЕ РЕДКОГО ИСЧЕЗАЮЩЕГО ВИДА *BELLEVALIA SARMATICA* (*HYACINTHACEAE*) И ЕГО БИОЛОГИИ

G. A. FIRSOV, M. V. BARANOVA. ON NEW RECORD OF RARE THREATENED SPECIES *BELLEVALIA SARMATICA* (*HYACINTHACEAE*) AND ITS BIOLOGY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197367 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
факс (812)234-45-12
E-mail: gennady_firsov@mail.ru
Поступила 01.11.2001

Обнаружено одно из самых северных местонахождений *Bellevalia sarmatica* (Волгоградская обл.). Изучение роста, динамики развития, морфологии, особенностей размножения в природе и культуре подтверждают, что этот вид относится к редким и исчезающим видам флоры России. Длительный цикл развития растений из семян, их уязвимость при потере ассимилирующих органов, отсутствие вегетативного размножения объясняют причины сокращения численности вида в незащищенных природных местообитаниях.
Ключевые слова: *Bellevalia sarmatica*, луковица, экология, органогенез, Волгоградская обл.

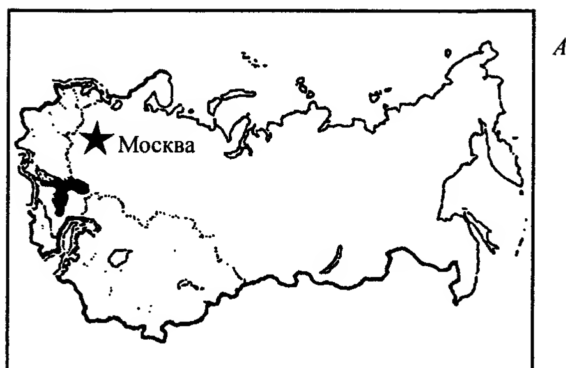
Bellevalia sarmatica (Pall. ex Georgi) Woronow — эфемероидный луковичный геофит (рис. 1) (место хранения изученных гербарных образцов LE). Вид встречается в степях, на сухих склонах холмов, вдоль опушек кустарниковых зарослей на глинистых щебнистых почвах. Ареал *B. sarmatica* в России сравнительно велик (рис. 2) и охватывает наиболее населенные сельскохозяйственные районы (южная часть Воронежской обл.; Волгоградская обл.; Ростовская обл., низовья р. Дон; Краснодарский край: побережье Азовского моря и Таманский п-ов; Ставропольский край; западные районы Калмыкии; р. Терек в Кабардино-Балкарии и Чечено-Ингушетии). Однако растения по всему ареалу встречаются достаточно редко, а в последние годы число местонахождений вида в природе заметно снизилось. Причиной этого являются антропогенные факторы — массовая распашка земель, неумеренный выпас скота, сенокошение, степные и лесные пожары. Вид включен в «Красную книгу РСФСР» (1988), и ему присвоен статус уязвимого вида — 2 (V). Как уязвимый вид в ближайшем будущем он может оказаться на грани исчезновения, если факторы, вызывающие сокращение его численности, будут продолжать действовать.

Как отмечается в «Красной книге РСФСР» (1988 : 267—268), в Волгоградской обл. *B. sarmatica* встречается только в среднем течении р. Медведицы и на правом берегу р. Волги у г. Волгограда. В опубликованной там же карте ареала бельвалии сарматской в Волгоградской обл. приводятся 3 точки: южные окр. г. Волгограда у Волго-Донского канала; в нижнем течении левобережья р. Медведицы и на правом берегу Дона, чуть ниже впадения р. Медведицы в Дон, у г. Серафимович (данные по югу Воронежской обл. не приводятся). В 1999 г. экспедицией под руководством Г. А. Фирсова в Кумылженском р-не, на северо-западе Волгоградской обл., было обнаружено одно из самых северных местонахождений *B. sarmatica*. Территория, занимаемая популяцией вида, охватывает более 10 га. *B. sarmatica* растет в открытой



Рис. 1. *Bellevalia sarmatica* (Красная книга РСФСР, 1988).

степи и вдоль опушки кустарниковых зарослей барака Долгий, на правобережье р. Хопёр в 4—5 км от станицы Слащевская. Этот целинный участок характеризуется богатой флорой, включающей многие редкие и эндемичные виды, такие как *Centaurea marschalliana* Spreng., *C. orientalis* L., *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. fil. Флора Кумылженского р-на достаточно разнообразна. Здесь сохранилось много видов, редких и отсутствующих на других территориях европейской части России. В 15—20 км от барака Долгий произрастает другой «краснокнижный» вид — *Allium regelianum* A. Beck. После публикации статьи (Фирсов, Баранова, 1997) на правобережье р. Хопёр нами было найдено еще несколько новых местонахождений этого редчайшего эндемика. Всего в районе выявлено 14 видов рода *Allium*, из них такие, как *A. decipiens* Fisch. ex Schult. et Schult. fil., *A. inaequale* Janka, *A. lineare* L., *A. paczoskianum* Tuzs., *A. praescissum* Reichenb., *A. savranicum* Bess., *A. scorodoprasum* L. также можно отнести к редким. Луковичные представлены видами *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *F. meleagroides* Patrin ex Schult., *Ornithogalum kochii* Parl., *Scilla sibirica* Haw., *Tulipa gesneriana* L. (*T. schrenkii* Regel) и др. Благодаря развитой овражно-балочной сети здесь сохранились участки целинных степей, где кроме *Bellevalia sarmatica* произрастают такие редкие растения, как *Astragalus zingeri* Korsh., *A. cornutus* Pall., *Hedysarum grandiflorum* Pall., *Artemisia salsoloides* Willd., *Scorzonera stricta* Hornem., *Senecio schvetzovii* Korsh., *Salvia aethiopis* L., *Anchusa popovii* (Gusul.) Dobrocz., *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. и др. Ненарушенные местообитания, богатый состав флоры и растительности, своеобразие почвенно-климатических условий привлекли внимание специалистов. Проведенный сравнительный анализ видового состава растений, их популяций, разнообразия природных форм видов, биологических особенностей дает основание говорить об уникальности данной территории и ставить вопрос об организации здесь памятника природы или заказника. В этом плане изучение роста, динамики развития, размножения в природе и культуре одного из редких и исчезающих растений — *B. sarmatica* — позволит весьма определенно и обоснованно показать необходимость охраны этих растений в



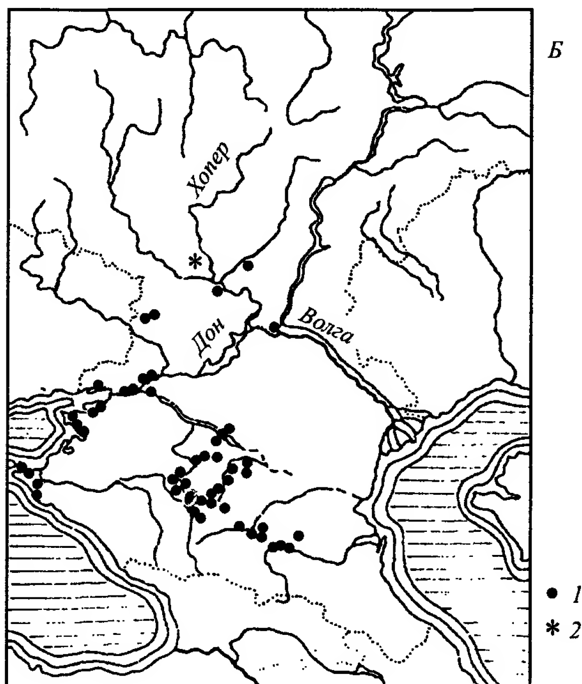


Рис. 2. Распространение *Bellevalia sarmatica* на территории России.

А — ареал, по данным Красной книги РСФСР (1988); *Б* — местонахождения, известные по литературным данным (*1*), и оригинальные данные (*2*).

природных местообитаниях.[1] *B. sarmatica* — ранне-весенний геофит, его вегетация начинается в апреле с появлением 5—7 ремневидных сизовато-зеленых листьев. Цветет растение в середине мая. Конусовидное соцветие несет 30 и более мелких желтовато-бурых колокольчатых цветков на отогнутых длинных цветоножках. К концу цветения все части цветочной стрелки сильно разрастаются. Так, в период плодоношения длина цветоноса увеличивается с 13—15 до 20—23 см, ось соцветия — с 7—8 до 25—27 см, а длина цветоножки — с 4—6 до 11—12 см.

Плод *B. sarmatica* — удлиненная коробочка, которая несет до 10 темно-фиолетовых округлых семян.[2] Верхние цветки в соцветии бесплодны. В период созревания

[1] В литературе сведения о биологических особенностях *B. sarmatica* крайне ограничены (Скрипчинский, 1979).

[2] В культуре (БИН РАН, С.-Петербург) в коробочках формируется не более 1—3 семян.

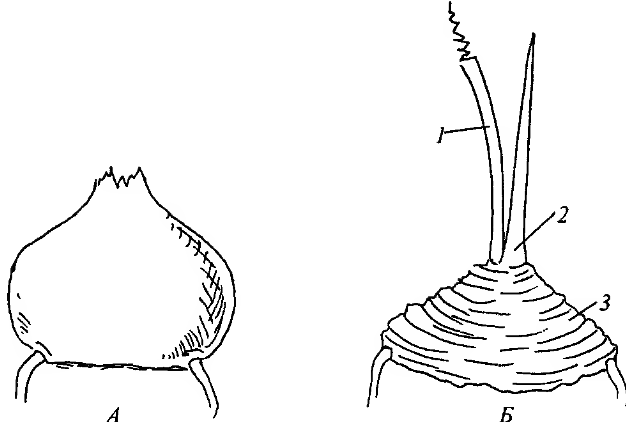


Рис. 3. Луковица *Bellevalia sarmatica*.

А — общий вид; *Б* — строение луковицы (август 2001 г.). *1* — остаток цветоноса 2001 г.; *2* — почка возобновления 2002 г.; *3* — донце луковицы (чешуи удалены).

семян листья засыхают (июнь), а цветочная стрелка становится жесткой и крепкой. У ее основания на уровне почвы образуется отделительный слой и она легко обламывается. Сухой цветонос с плодами даже при слабом порыве ветра отделяется от материнского растения и легко перекатывается по поверхности почвы по типу «перекати-поле». Они распространяются по степи, застревая на лесных опушках или в зарослях кустарников, рассеивая таким образом семена. Наблюдения в природе показали, что именно по краям зарослей степного разнотравья и кустарников численность особей *B. sarmatica* наиболее высока. На плато прорастанию семян и их развитию препятствуют дернинные злаки, такие как *Festuca valesiaca* Gaudin и *Stipa capillata* L. Подсчет растений на пробных площадях в апреле 2001 г. показал, что на открытом степном плато между отрогами барака Долгий число особей *B. sarmatica* достигает 5—15 шт. на 100 м². На склонах неглубокой (до 15 м) открытой балки, частично поросшей небольшими деревцами и кустарником (*Rhamnus cathartica* L., *Euonymus verrucocus* Scop., *Malus praecox* (Pall.) Borkh., *Pyrus communis* L., *Rosa* sp.), численность *B. sarmatica* достигает 100—150 шт. на 100 м². На самом днище балки, у высохшего ручья, бельвалия отсутствует, здесь ее сменяют *Scilla sibirica* Haw., *Corydalis bulbosa* (L.) DC. и *Ficaria stepporum* P. Smirn.

На склонах балок и оврагов расселение семян происходит сверху вниз, так как семена достаточно тяжелые. Луковицы *B. sarmatica* округлые и симметричные, 2.5—4 см в диам., плотные, с хорошо выраженной шейкой и широким плоским донцем (рис. 3). Наружные чешуи пленчатые, буровато-коричневые. Корневая система представлена тонкими неветвящимися придаточными корнями. Луковицы залегают в почве на глубине 6—15 см.

Анализ структуры луковицы показал, что она состоит из 25—30 незамкнутых сочных чешуй четырех монокарпических побегов разных лет (годичных циклов), отграниченных друг от друга сухими остатками цветоносов (рис. 4). Структура одного монокарпического побега представлена двумя-тремя специализированными низовыми запасающими чешуями, пятью-семью зелеными листьями, влагалища которых после засыхания зеленых пластинок превращаются в запасающие чешуи, и цветочной стрелкой. Все они расположены на укороченном стебле — донце. Ежегодно в луковице формируется новый монокарпический побег. Он развивается в луковице в почке возобновления, которая закладывается у основания соцветия, в августе, после завершения вегетации растения — в период «покоя».

В 1-й год после заложения в почке возобновления формируются низовые специализированные чешуи нового монокарпического побега. На 2-й год — зачатки зеленых листьев и соцветие. Формирование побега полностью проходит в луковице. Лишь

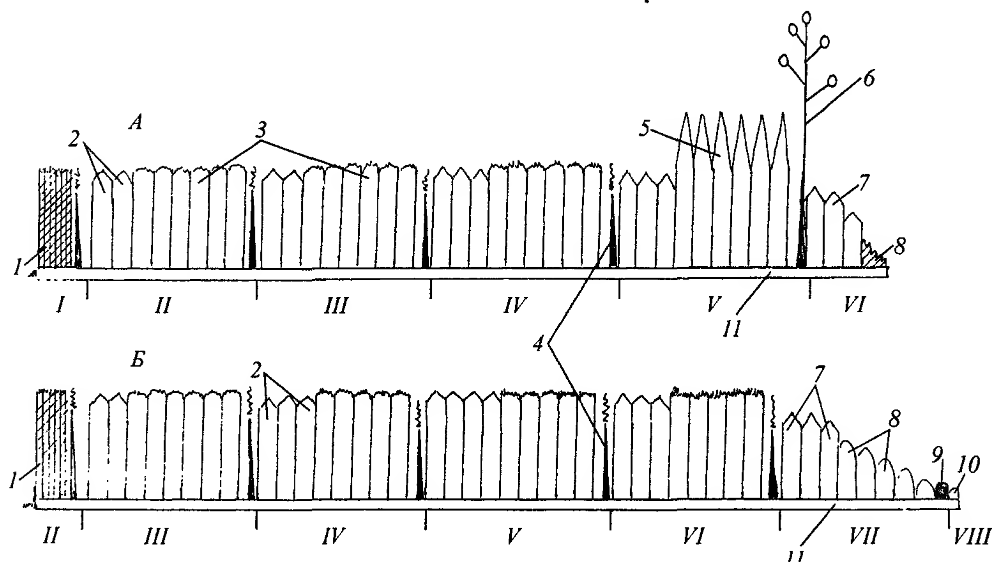


Рис. 4. Схема строения луковицы *Bellevalia sarmatica*.

А — луковица в мае 2000 г. *I—V* — монокарпические побеги: *I* — 1996 г.; *II* — 1997 г.; *III* — 1998 г.; *IV* — 1999 г.; *V* — 2000 г. *Б* — луковица в августе 2001 г. *VI* — монокарпический побег 2001 г.; *VII* — почка возобновления 2002 г.; *VIII* — почка возобновления 2003 г. Чешуи: *1* — сухие покровные, *2* — низовые, *3* — листовые, *4* — остатки цветоносов прошлых лет, *5* — вегетирующие листья, *6* — соцветие. Зачатки в почке возобновления: *7* — низовых чешуй, *8* — листьев, *9* — соцветия, *10* — новая почка возобновления, *11* — донце луковицы.

на 3-й год весной листья и цветочная стрелка начинают вегетацию и цветение. Таким образом, период формирования одного монокарпического побега от заложения до цветения составляет у *B. sarmatica* 20 мес. После завершения вегетации и цветения все чешуи данного монокарпического побега с остатками цветоноса сохраняются в луковице еще в течение 3—4 лет, до тех пор, пока его чешуи не окажутся сухими снаружи луковицы (рис. 4). Луковица постепенно нарастает изнутри, а старые наружные чешуи отсыхают. В результате общая продолжительность жизни монокарпического побега *B. sarmatica* составляет 5—6 лет.

В луковицах *B. sarmatica* пазушные почки не закладываются. Луковицы-детки не формируются ни в природных местообитаниях, ни в культуре. Размножение исключительно семенное. Развитие растений из семян проходит медленно — 1-е цветение наступает на 5—6-й год после посева. В природе единичное прорастание семян наблюдается через 2 мес после их созревания, а массовое — весной следующего года. Семена прорастают надземно. В 1-й год формируется единственный ассимилирующий орган — цилиндрическая семядоля и 1-я низовая запасающая чешуя. Главный корень функционирует первые 2—3 мес после прорастания семян, а затем заменяется системой придаточных. Он имеет хорошо выраженную контрактильную зону, и молодая луковица в первые годы жизни постепенно заглубляется в почву. На 2-й год жизни у сеянца формируется первый и единственный лист. Его «пластинка» цилиндрическая, а замкнутое влагалище разрастается и вместе с новыми низовыми чешуями формирует луковицу (6—7 мм в диам.). У 3-летних сеянцев развивается по 2 цилиндрических листа и по две-три низовых чешуи. Лист с плоской пластинкой формируется у сеянцев с 4-го года жизни. 1-е соцветие закладывается у молодых особей, когда число листьев у них достигает трех-четырех, т. е. на 5—6-й год. Повреждение единственного органа ассимиляции — листа у проростков и сеянцев приводит к ослаблению и гибели молодых особей *B. sarmatica*. Подобный результат наблюдается

при регулярном скашивании листьев у зрелых особей, луковицы которых постепенно истощаются и в конечном итоге также погибают.

Длительный цикл развития растений из семян, их уязвимость при потере ассимилирующих органов, отсутствие вегетативного размножения — все это объясняет причины сокращения численности *B. sarmatica* в незащищенных природных местообитаниях. В условиях культуры лимитирующим фактором является слабое плодоношение *B. sarmatica*, что, возможно, связано с отсутствием необходимых опылителей или нарушением эмбриологических процессов.

В связи с перспективами организации Нижне-Хопёрского природного или национального парка очень важно, чтобы вся местность, на которой встречается *B. sarmatica* в Кумылженском р-не Волгоградской обл., попала в зону особо охраняемой природной территории. Наличие такого редкого вида во флоре низовьев р. Хопёр свидетельствует в пользу организации здесь национального парка федерального значения. Из первоочередных мер необходимо запретить сплошные рубки леса, которые проводятся в бараке Долгий. Очень важно точно определить границы выдела, где произрастает *B. sarmatica*, и организовать мониторинг за численностью и состоянием ее особей.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность Н. Н. Цвелёву за помощь в определении растений и С. С. Гришину за помощь в проведении полевых работ и сборе материала.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-49048) и фонда Fauna and Flora International, проект 99/50/1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Скрипчинский В. В. Сем. Лилейных. Дикорастущие растения Ставропольского края. // Тр. Ставропольского НИИ сельского хозяйства. Ставрополь, 1979. Ч. 2. С. 8—35.

Фирсов Г. А., Баранова М. В. Новые находки *Allium regelianum* (*Alliaceae*) в Волгоградской области // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 109—113.

SUMMARY

One of the northernmost localities of *Bellevalia sarmatica* (Pall. ex Georgi) Woronow has been found in the north-western part of Volgograd Region. Studies of its growth, dynamics of development, morphology and peculiarities of propagation in the wild and under cultivation have confirmed, that the species belongs to rare and threatened plants of the Russian flora. Long cycle of the plant development from seeds, vulnerability when losing photosynthetic organs and the lack of vegetative reproduction can explain causes of reducing its habitats in non-protected areas. Results of the research say in favour of establishing the Lower-Choper National Park in Kumilzhensky district of the Volgograd Region.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.893(571.6)

© С. А. Волкова, П. Г. Горовой

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВЫСОКОГОРНЫХ ВИДОВ РОДА *BUPLEURUM* (*APIACEAE*) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

S. A. VOLKOVA, P. G. GOROVOY. KARYOLOGICAL STUDIES OF ALPINE *BUPLEURUM* (*APIACEAE*) SPECIES FROM RUSSIAN FAR EAST

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
факс 7(4232) 314-050
E-mail: piboc@stl.ru
Поступила 12.09.2001

Проведено кариологическое изучение *Bupleurum triradiatum* и *B. euphorbioides* — высокогорных видов флоры Дальнего Востока России. Описаны кариотипы и выявлены кариотипические различия между этими видами. Установлено, что изученные диплоиды (2n = 16) представлены мета- и субметацентрическими хромосомами.
Ключевые слова: *Bupleurum*, хромосомные числа, кариотип, Дальний Восток.

Род *Bupleurum* L. считается наиболее хорошо изученным в сем. *Apiaceae* Lindl. (*Umbelliferae* Juss.) с точки зрения хромосомных чисел (Даушкевич и др., 1993), а для некоторых восточноазиатских видов исследованы и кариотипы, что позволило уточнить таксономию подсекций *Archaeopleurum* Lincz. и *Arpopleurum* Lincz. (Горовой и др., 1979; Gorovoy et al., 1980; Gorovoy, Volkova, 1987; Волкова, 1992). Для подсекц. *Chrysophyton* Lincz., к которой относятся высокогорные эндемы Северной Азии *Bupleurum triradiatum* Adams ex Hoffm. и *B. euphorbioides* Nakai (Горовой, 1974а, б), указывались числа хромосом (2n = 12, 16), что предполагает наличие хромосомных рас (Крогулевич, Ростовцева, 1984). Мы провели кариологические исследования дальневосточных высокогорных володушек с целью уточнения хромосомных чисел этих видов и сравнения кариотипов при некотором сходстве морфологических признаков изучаемых растений.

Ареал *B. triradiatum* охватывает Арктику, Западную и Восточную Сибирь, север Дальнего Востока, север Северо-Восточного Китая, Японию, северную Монголию. Вид *B. euphorbioides* распространен на п-ове Корея, в Северо-Восточном Китае, России (Приморский край) и ошибочно определялся как *B. multinerve* DC. или как *B. triradiatum*, но от обоих видов он хорошо отличается (Горовой, 1966). Северо-восточная часть ареала *B. euphorbioides* только соприкасается с юго-восточной частью распространения *B. triradiatum*.

Материал и методика

Материал для исследования (семена растений и гербарий) собран во время экспедиционных работ (1989—1998 гг.) на Дальнем Востоке: в Приморском крае и Магаданской обл.

Определение чисел хромосом и изучение кариотипов проводили на давленых препаратах кончиков корней проростков семян. Семена проращивали в чашках Петри

при комнатной температуре после стратификации. Предобрабатывали корешки 0.5 %-м водным раствором колхицина в течение 2 ч. Фиксировали смесью Карнуа (6 : 3 : 1) и окрашивали по Фельгену с предварительным гидролизом в соляной кислоте, разведенной дистиллированной водой (1 : 1), в течение 18—20 мин при комнатной температуре.

Исследование кариотипа проводили на микроскопе Amplival. Измеряли хромосомы на рисунках, выполненных с помощью рисовального аппарата РА-7. Для характеристики кариотипа отбирали по 10 метафазных пластинок каждого образца. Спутничные хромосомы измеряли без учета длины спутника и спутничной нити. Средняя ошибка измерений составляет ±3 %. Морфологический тип хромосом определяли по центромерному индексу I^c, используя терминологию Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифа (1982).

Ниже приведены места сбора образцов исследованных видов *Bupleurum*:

B. triradiatum Adams ex Hoffm., Магаданская обл., окр. г. Магадан (пос. Сокол), 1989, С. А. Волкова, Т. М. Мамаева;

B. euphorbioides Nakai, Приморский край, Чугуевский р-н, гора Снежная, 1998, С. А. Волкова, Т. М. Мамаева.

Результаты и обсуждение

B. triradiatum Adams ex Hoffm. Число хромосом 2n = 16 впервые определено П. Г. Жуковой (1966) и несколько позже 2n = 12 Н. Н. Гурзенковым и П. Г. Горовым (1971). Нами установлено диплоидное число 2n = 16 и впервые изучен кариотип. Хромосомное число 2n = 16 получено и при изучении этого вида из других районов Дальнего Востока (Волкова, Бойко, 1989; Волкова и др., 1994). Хромосомы у *B. triradiatum* мелкие. Диплоидный набор состоит из 2 пар метацентрических (V, VII) и 6 пар субметацентрических хромосом (см. таблицу; рис. 1, 2). 3-я пара хромосом является спутничной, относится к субметацентрическим хромосомам. Спутник точечного типа прикреплен к длинному плечу. Общая длина гаплоидного набора составляет 21.45 мкм. 1-я пара хромосом наиболее крупная, ее длина равна 3.68 мкм. Остальные 7 пар постепенно убывающие по длине (3.22—1.80 мкм). Центромерный индекс варьирует в пределах от 28.2 до 40.1 %.

B. euphorbioides Nakai. Для этого вида установлено хромосомное число 2n = 12 (Гурзенков, Горовой, 1971). Нами определено число хромосом 2n = 16 и изучен



Рис. 1. Метафазная пластинка *Bupleurum triradiatum*.
Масштабная линейка: 5 мкм.

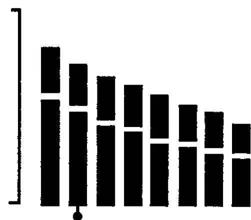


Рис. 2. Идиограмма гаплоидного набора метафазных хромосом *Bupleurum triradiatum*.
Масштабная линейка: 5 мкм.

Характеристика хромосом высокогорных видов *Bupleurum* L.

Хромосомные пары	Длина плеч, мкм	Общая длина хромосомы, мкм	Центромерный индекс (I^c), %	Относительная длина, %	Длина гаплоидного набора
			B. triradiatum Adams ex Hoffm.		
I	2.64 + 1.04	3.68	28.26	17.16	
II	2.28* + 1.94	3.22	29.19	15.01	21.45
III	1.95 + 1.05	3.00	25.00	13.99	
IV	1.80 + 0.95	2.75	34.55	12.82	
V	1.50 + 1.03	2.53	40.71	11.79	
VI	1.48 + 0.87	2.35	37.02	10.96	
VII	1.27 + 0.85	2.12	40.09	9.88	
VIII	1.14 + 0.66	1.80	36.67	8.39	
			B. euphorbioides Nakai		
I	2.03 + 1.01*	3.04	33.22	18.42	
II	1.78 + 0.86	2.64	32.58	16.00	16.50
III	1.39 + 0.86	2.25	38.22	13.64	
IV	1.35 + 0.75*	2.10	35.71	12.73	
V	1.12 + 0.78	1.90	41.05	11.52	
VI	1.08 + 0.66	1.74	37.93	10.55	
VII	0.90 + 0.66	1.56	42.31	9.45	
VIII	0.77 + 0.50	1.27	39.37	7.70	

Примечание. * — Хромосомы со спутниками.

кариотип. Хромосомы у *B. euphorbioides* мелкие. Диплоидный набор содержит 5 пар (III, V, VI, VII, VIII) метацентрических и 3 пары субметацентрических хромосом (см. таблицу; рис. 3, 4). 1-я и 4-я пары хромосом спутничные, субметацентрические. Спутники точечного типа прикреплены к короткому плечу. Общая длина гаплоидного набора составляет 16.5 мкм. 1-я пара хромосом наиболее крупная, ее длина составляет 3.04 мкм. 2-я пара хромосом несколько короче 1-й, длина — 2.64 мкм. Остальные хромосомные пары (III—VIII) постепенно убывающие по длине (2.25—1.27 мкм). Центромерный индекс варьирует в пределах от 32.5 до 42.3 %.

Анализ полученных кариотипов показал, что хромосомные наборы *B. triradiatum* и *B. euphorbioides* сходны. Виды имеют близкие значения центромерных индексов у



Рис. 3. Метафазная пластинка *Bupleurum euphorbioides.*

Масштабная линейка: 5 мкм.

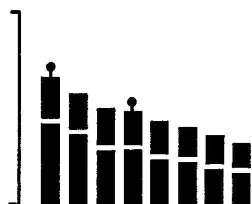


Рис. 4. Идиограмма гаплоидного набора метафазных хромосом *Bupleurum euphorbioides.*

Масштабная линейка: 5 мкм.

IV, V, VI пар хромосом. Спутничные хромосомы у обоих видов субметацентрические. Однако кариотипы отличаются наличием спутников. У *B. triradiatum* спутник прикреплен к длинному плечу II пары хромосом. *B. euphorbioides* имеет 2 спутника, которые обнаружены на коротких плечах I и IV пар хромосом.

Вид *B. triradiatum* довольно широко распространен на Северо-Востоке Азии и отличается поразительным полиморфизмом, который некоторые исследователи (Wolff, 1910; Козо-Полянский, 1915) пытались отразить в сложной системе соподчиненных таксонов внутриродового ранга или путем выделения нескольких видов (Красноборов, 1998). Растения варьируют по окраске, характеру роста и высоте стеблей, форме и размерам прикорневых и стеблевых листьев, числу и длине лучей зонтика, степени развития оберток и оберточек, окраске их листочков, цвету подстолбий, числу секреторных канальцев мерикарпиев. Габитуальное разнообразие поразительно, но, вероятно, оно обусловлено прежде всего экологией (Тихомиров, 1980). В. Н. Тихомиров (1980) считает, что для того чтобы согласиться с точкой зрения указанных авторов (Wolff, 1910; Козо-Полянский, 1915), необходимо тщательно исследовать закономерности изменчивости *B. triradiatum* на всем пространстве ареала (Сибирь, север российского Дальнего Востока, Япония). Возможно, изучение кариотипа этого вида из разных районов произрастания поможет внести ясность в таксономию этого сложного видового комплекса *Bupleurum.*

Сходство изученных видов проявляется в морфологии и кариотипах, ареалы их соприкасаются, но резкое отличие состоит в том, что *B. triradiatum* — поликарпик, а *B. euphorbioides* является монокарпиком. Детали строения кариотипов, а также жизненные формы показывают, что виды не являются викарирующими.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1280—1284.

Волкова С. А. О кариотипе *Bupleurum atargense* (*Apiaceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 8. С. 105—107.

Волкова С. А., Бойко Э. В. Хромосомные числа представителей некоторых семейств флоры советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 12. С. 1810—1811.

Волкова С. А., Басаргин Д. Д., Горовой П. Г. Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 122—123.

Горовой П. Г. Зонтичные Приморья и Приамурья. М., 1966. 293 с.

Горовой П. Г. Bupleurum euphorbioides Nakai // Эндемичные высокогорные растения Северной Азии. Новосибирск, 1974а. С. 63—64.

Горовой П. Г. Bupleurum triradiatum Adams ex Hoffm. // Там же. 1974б. С. 64.

Горовой П. Г., Кетриц Л. И., Гриф В. Г. Таксономическое и кариологическое изучение *Bupleurum komarovianum* Lincz. и *Bupleurum scorzonerifolium* Willd. (*Apiaceae*) из Приморья // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 1. С. 42—46.

Гурзенков Н. Н., Горовой П. Г. Числа хромосом видов *Umbelliferae* Дальнего Востока // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 12. С. 1805—1815.

Даушкевич Ю. В., Васильева М. Г., Пименов М. Г. Хромосомные числа и их изменчивость у некоторых видов *Bupleurum* (*Umbelliferae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 11. С. 93—100.

Жукова П. Г. Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 10. С. 1511—1516.

Козо-Полянский Б. М. Исчисление русских видов рода *Bupleurum* L. // Тр. Имп. бот. сада. П., 1915. Т. 30. Вып. 2. С. 135—333.

Красноборов И. М. О североазиатских и североамериканских видах рода *Bupleurum* (*Umbelliferae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 2. С. 120—127.

Крогулевич Р. Е., Ростовцева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1984. 286 с.

Тихомиров В. Н. Bupleurum L. — Володушка // Арктическая флора СССР. Семейства *Geraniaceae* — *Scrophulariaceae*. Л., 1980. Вып. 8. С. 69—71.

Gorovoy P. G., Ketrits L. M., Grif V. G. A study of East Asian *Bupleurum «falcatum»* // Feddes Repert. 1980. Bd 81. H. 1—2. S. 57—62.

Gorovoy P. G., Volkova S. A. A morphological, geographical and kariological study of East Asian *Bupleurum longiradiatum* Turcz. and *B. sachalinense* Fr. Schmidt // Feddes Repert. 1987. Bd 98. H. 7—8. S. 383—389.

Wolff H. Bupleurum L. // Engler A. Pflanzenreich. IV. 1910. Bd 43. H. 228. P. 36—173.

SUMMARY

Caryological studies of alpine *Bupleurum* species (*B. triradiatum* and *B. euphorbioides*) from the Russian Far East were carried out. The caryotypes of the two species are described and their differences are revealed. The studied caryotypes (2n = 16) are found to be represented by meta- and submetacentric chromosomes.

УДК 576.316.7 : 582.657.2 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 5

© О. В. Юрцева

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА ВИДОВ РОДА *POLYGONUM* L. СЕКЦИИ *POLYGONUM* (*POLYGONACEAE*) ИЗ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

O. V. YURTSEVA. CHROMOSOME NUMBERS OF *POLYGONUM* SPECIES, SECTION *POLYGONUM* (*POLYGONACEAE*) FROM RUSSIA AND ADJACENT COUNTRIES

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова биологический ф-т,
кафедра высших растений
119992 Москва, Воробьевы горы
E-mail: yurtseva@herba.msu.ru
Поступила 27.12.2001

Приведены числа хромосом для 16 видов и гибридов рода *Polygonum* L. секц. *Polygonum* из России, Украины, Болгарии, Туркмении, Казахстана.
Ключевые слова: числа хромосом, *Polygonum*, *Polygonaceae*, Россия, Украина, Болгария, Туркмения, Казахстан.

В статье приводятся хромосомные числа, наиболее часто встречающиеся у изученных нами видов, в том числе все анеуплоидные и нечетные полиплоидные числа, которые могли быть результатом гибридизации цитотипов одного или разных видов.

Polygonum arenarium Waldst. et Kit. **2n = 20.** Украина: Херсонская обл., Скадовский р-н, пос. Лазурное, песчаная морская коса, 1994, № 135, С. Р. Майоров, Е. А. Дараган.

Polygonum arenastrum Boreau. **2n = 20.** Украина: г. Донецк, окр. стадиона Шахтер, на клумбе, 1992, № 110, О. В. Юрцева, MW. **2n = 22.** Россия: Волгоград, на пустыре, 1995, № 144, А. П. Сухоруков. **2n = 22, 40.** Украина: Донецкая обл., Мариупольский р-н, пос. Белосарайская Коса, на глине, 1992. № 111, О. В. Юрцева. **2n = 30.** Россия: Московская обл., Одинцовский р-н, окр. г. Звенигород, 1 км к З от с. Луцино, у шоссе, 1997, № 170, О. В. Юрцева; там же, пойма р. Москвы в 2 км к З от с. Луцино, № 167, 08.1999, П. Ю. Жмылев. **2n = 40.** Россия: Москва, Воробьевы горы, МГУ, 1995, № 22, О. В. Юрцева. **2n = 22, 30, 36, 40.** Россия: Московская обл., г. Дедовск, 1995, № 3, О. В. Юрцева; там же, 1995, № 23, О. В. Юрцева. **2n = 40, 60.** Россия: Волгоградская обл., Красноармейск, платформа «Судоверфь», в расщелинах асфальта, 1995, № 142, Е. В. Мавродиев. **2n = 60.** Россия: Московская обл., г. Дедовск, 1995, № 2, О. В. Юрцева. **2n = 20, 40, 60.** Россия: Москва, Воробьевы горы, МГУ, 2000, № 227, О. В. Юрцева. **2n = 30, 40, 50, 60.** Россия: Москва, Воробьевы горы, МГУ, 1995, № 5, 34, О. В. Юрцева.

Этот крайне полиморфный вид представлен несколькими цитотипами (2n = 20, 40, 60). Его полиплоидные расы, возможно, произошли за счет гибридизации разных цитотипов, а некоторые — за счет гибридизации с *P. aviculare* L. (2n = 20, 40, 60) и *P. calcatum* Lindm. (2n = 20, 40).

P. argyrocoleon Steud. ex G. Kunze. **2n = 18, 20.** Туркмения: Ашхабадская обл., Каракалинский р-н, 4 км от г. Кара-Кала, Сюнт-Хасардагский заповедник, урочище Пархай, на газоне, 1994, № 136, С. В. Полевова.

P. aviculare L. **2n = 20.** Казахстан: Кустанайская обл., Джетыгаринский р-н, пос. Волгоградский, солонец, 2000, № 214, В. Б. Голуб; Россия: Москва, Воробьевы горы, МГУ, 1995, № 8, О. В. Юрцева. **2n = 20, 30.** Россия: С.-Петербург, Выборгский р-н, берег Балтийского моря, 3 км ЮВ пос. Озерки, п-ов Цвейва, 1995, № 54/117, А. Б. Шипунов. **2n = 20, 40.** Россия: Москва, Воробьевы горы, МГУ, на газоне, 2000, № 226, О. В. Юрцева. **2n = 30, 40.** Россия: Московская обл., г. Дедовск, 2000, № 219, О. В. Юрцева. **2n = 60.** Россия: Москва, Воробьевы горы, МГУ, на газоне, 1995, № 7, О. В. Юрцева. **2n = 40, 60.** Россия: Костромская обл., Мантуровский р-н, СВ от с. Угоры, на трассе Кострома—Пыщуг, 6.09.1997, № 171, А. И. Сорокин, Д. Б. Ойнас, Краеведческий музей г. Плес; Московская обл., г. Дедовск, 2000, № 238, О. В. Юрцева. **2n = 20, 50, 60.** Украина: Донецкая обл., Мариупольский р-н, пос. Белосарайская Коса, на черноземе у дороги, 1992, № 123, О. В. Юрцева.

Весьма полиморфный вид с расами разного уровня плоидности (2n = 20, 40, 60).

P. boreale (Lange) Small. **2n = 20, 22.** Россия: Карелия, Лоухский р-н, губа Чупа, 3 км к В от д. Пулонга, супралитораль, 1995, № 27, О. В. Юрцева. **2n = 26, 28.** Россия: там же, 1995, № 31, О. В. Юрцева. **2n = 18, 20, 22, 28, 30.** Россия: Мурманская обл., Терский р-н, пос. Чаваньга, 2000, № 44/172, Д. Д. Соколов, С. В. Ковальский. **2n = = 26, 28, 30, 32, 34.** Россия: Мурманская обл., Кандалакшский р-н, пос. Ковда, супралитораль, 1992, № 121, Д. Д. Соколов; Карелия, Лоухский р-н, 3 км к В от Чупы, д. Пулонга, супралитораль, 1995, № 118, О. В. Юрцева. **2n = 20, 22, 24, 26, 28, 30, 36, 40.** Россия: Карелия, Беломорский р-н, 2 км к СВ от г. Беломорска, песчаная супралитораль, 1996, № 15-95, В. Б. Голуб, Д. Д. Соколов. **2n = 40.** Россия: Карелия, Лоухский р-н, Пулонга, 1 км к В от деревни, верхняя литораль, зона выбросов, 1992, № 122, О. В. Юрцева.

Весьма полиморфный вид, широко распространенный по берегам Белого моря и, без сомнения, произошедший за счет гибридизации *P. aviculare* L. (2n = 20, 40, 60) и *P. raii* Bab. subsp. *norvegicum* Sam. (2n = 40).

P. calcatum Lindman. **2n = 20.** Россия: Москва, Воробьевы горы, МГУ, 1995, № 34, О. В. Юрцева; Московская обл., г. Дедовск, 1995, № 24, О. В. Юрцева. **2n = 20, 24, 30, 40.** Россия: Московская обл., г. Дедовск, 2000, № 216, 218, О. В. Юрцева. **2n = = 20, 22, 30, 40.** Россия: Москва, Воробьевы горы, МГУ, на газоне, 1995, № 4, 9, О. В. Юрцева; там же, 2000, № 225, О. В. Юрцева. **2n = 40.** Россия: Астрахань, 1994, № 112, А. А. Егоров; Московская обл., г. Дедовск, 1995, № 2а, О. В. Юрцева. **2n = = 18, 20, 26, 32, 34, 36, 40.** Россия: Ивановская обл., Тейковский р-н, пос. Щепиково, пустырь, 1992, № 113, Е. А. Борисова.

Вид представлен, по крайней мере, двумя цитотипами (2n = 20, 40), очевидно гибридизирующими между собой.

P. euxinum Chrtek. **2n = 20.** Болгария: Варнская обл., Албена, 5—7 км ЮЗ г. Балчик, 1996, № 201, С. Р. Майоров. **2n = 20, 22, 24, 40, 60.** Россия: Краснодарский край, Сочинский р-н, Адлер, мыс Хода, 1998, № 202, А. Б. Шипунов.

Судя по морфологии и числам хромосом, этот таксон возник в результате гибридизации *P. aviculare* L. (2n = 20, 40, 60) и *P. maritimum* L. (2n = 20).

P. maritimum L., **2n = 20.** Украина: Херсонская обл., Скадовский р-н, пос. Лазурное, о-в Джарылгач, песчаная морская коса, 1994, № 125, С. Р. Майоров, Е. А. Дараган.

P. neglectum Bess. **2n = 20, 40.** Россия: Москва, Воробьевы горы, МГУ, 1995, № 21, О. В. Юрцева. **2n = 40.** Россия: Москва, Воробьевы горы, МГУ, 1995, № 17, 28, О. В. Юрцева; Москва, Нахимовский пр., 2000, № 235, О. В. Юрцева. **2n = 20, 30, 40, 60.** Россия: Москва, Воробьевы горы, МГУ, 1995, № 15-95, О. В. Юрцева; Москва, Нахимовский пр., 2000, № 215, О. В. Юрцева. **2n = 30, 40, 50, 60.** Россия: Москва, Нахимовский пр., 1997, № 107, О. В. Юрцева. **2n = 30, 40, 50.** Россия: Московская обл., г. Дедовск, 1995, № 1, О. В. Юрцева; Ленинградская обл., Гатчинский р-н, пос. Пудость, у шоссе, 1999, № 165, О. В. Юрцева, Н. Н. Цвелев.

Весьма полиморфный вид, представленный несколькими цитотипами (2n = 20, 40, 60), его высокополиплоидные расы могут быть результатом гибридизации *P. aviculare* L. (2n = 20, 40, 60) и *P. arenastrum* Boreau (2n = 20, 40, 60).

P. novoascanicum Klok. **2n = 40.** Россия: Оренбургская обл., Беляевский р-н, 5 км к В от с. Сазан, гора Тумба, 1995, № 101, А. Б. Шипунов; Казахстан: Кустанайская обл., Камышинский р-н, с. Уркаш, оз. Тунис, 2000, № 206, Т. Е. Крамина.

Этот вид, возможно, возник в результате гибридизации *P. patulum* Bieb. (2n = 20) и *P. aviculare* L. (2n = 20, 40, 60).

P. patulum Bieb. **2n = 20.** Украина: Донецкая обл., Мариупольский р-н, пос. Белосарайская Коса, берег лимана на песке, 1992, № 140, О. В. Юрцева; там же, 2000, № 231, О. В. Юрцева.

P. patulum Bieb. × *P. aviculare* L. **2n = 20, 22.** Украина: Донецкая обл., Мариупольский р-н, пос. Белосарайская Коса, на песке вдоль дороги, 2000, № 228, О. В. Юрцева. **2n = 40, 46, 48, 52, 54, 58, 60.** Украина: Донецкая обл., Мариупольский р-н, пос. Белосарайская Коса, на песке вдоль дороги, 1992, № 139, О. В. Юрцева. **2n = = 22, 32, 38, 46.** Россия: Волгоградская обл.: г. Красноармейск, 3 км от центра близ шлюза № 3 Волго-Донского канала, вдоль дороги, 1995, № 126, Е. В. Мавродиев.

P. raii Bab. subsp. *norvegicum* Sam. **2n = 28, 30.** Россия: Мурманская обл., Терский р-н, пос. Чаваньга, 2001, № 46, Д. Д. Соколов.

P. rurivagum Jord. ex Boreau. **2n = 30, 40.** Россия: Волгоград, песчаная дорога, 1994, № 166, Т. А. Федорова.

Возможно, результат гибридизации *P. aviculare* L. (2n = 20, 40, 60) с *P. calcatum* Lindm. (2n = 20, 40) или *P. arenastrum* Boreau (2n = 20, 40, 60).

•*P. sabulosum* Bieb. **2n = 20, 30, 40.** Россия: Волгоград, пос. Лотошинка, обочина дороги, 1994, № 108, Т. А. Федорова.

P. salsugineum Bieb. **2n = 40.** Россия: Волгоградская обл., г. Сарепта, близ ст. Красноармейск, гипсоносные глины в основании Ергеней, 1995, № 134, Е. В. Мавродиев.

Гербарные образцы изученных растений хранятся в Гербарии им. Д. П. Сырейщикова, Биологический ф-т МГУ им. М. В. Ломоносова, г. Москва (MW).

Благодарности

Автор искренне благодарит всех своих коллег, собравших материал для определения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-48957).

SUMMARY

Chromosome numbers of 16 species and hybrids of the genus *Polygonum* L. from Russia, Ukraine, Bulgaria, Turkmenistan and Kazakhstan are presented.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47 + 57) : 58

© З. И. Никитичева, Г. Е. Титова, О. П. Камелина и др.

ПАМЯТИ ЭДУАРДА СЕМЕНОВИЧА ТЕРЁХИНА (1932—2001)

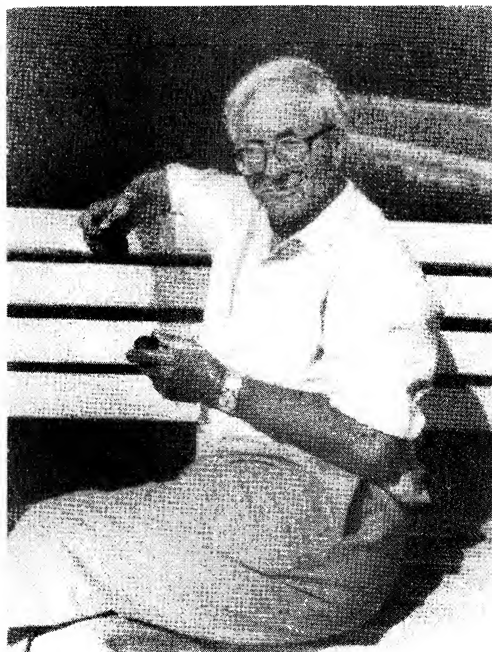
Z. I. NIKITICHEVA, G. E. TITOVA, O. P. KAMELINA et al.

IN MEMORIAM: EDWARD S. TERYOKHIN (1932—2001)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 10.01.2002

1 декабря 2001 г. ушел из жизни замечательный человек и выдающийся ученый, заслуженный деятель науки РФ, профессор, доктор биологических наук, главный научный сотрудник отдела «Музей» Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН Эдуард Семенович Терёхин.

Российская и мировая наука потеряла одного из лидеров современной ботаники, внесшего неоценимый вклад в развитие эмбриологии, репродуктивной биологии, карпологии, паразитологии, эволюционной морфологии растений своими многочисленными трудами, широко известными как в нашей стране, так и за ее пределами.



Э. С. Терёхин родился 22 мая 1932 г. в г. Ленинграде и, как и все его поколение, в детстве перенес трудности военных лет. Его отец, Семен Никитич, после окончания Московской военно-ветеринарной академии работал ветеринарным врачом в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР; мать, Мария Семеновна, была библиотекарем. Родители поддерживали разносторонние интересы сына, проявившиеся уже в раннем возрасте: он очень любил природу, рыбалку, хорошо пел, рисовал пастелью, маслом и собирался поступать в Академию художеств. После окончания школы Э. С. становится студентом Ленинградского юридического ин-та, но уже после 1-го курса понимает, что его призвание состоит в другом.

В 1952 г. он успешно сдает экзамены на биолого-почвенный фа-

культет Ленинградского государственного университета (ЛГУ), где заканчивает кафедру дарвинизма, возглавляемую проф. К. М. Завадским. С первых лет учебы Э. С. увлекли проблемы биологии. С присущей ему активностью он часто выступал на семинарах кафедры и стал одним из любимых учеников Завадского. Среди сокурсников Э. С. выделялся независимым характером, свободой в общении; чувствовалось, что он имеет больший жизненный опыт, чем вчерашние школьники.

После окончания университета Э. С. преподавал в школе (1957—1958 гг.), затем работал во Всесоюзном ин-те защиты растений (ВИЗР) (1958—1959 гг.). В 1959 г. он поступает в аспирантуру при Ботаническом ин-те им. В. Л. Комарова АН СССР; после защиты кандидатской диссертации (1962 г.) работает в Лаборатории эмбриологии БИН в должности младшего научного сотрудника. С большим энтузиазмом он приступает к разработке проблемы «Закономерности эволюционных преобразований эмбриональных и репродуктивных структур паразитных *Angiospermae*». Это направление исследований было предложено заведующим Лабораторией эмбриологии, проф. М. С. Яковлевым, и оно надолго определило интересы молодого ученого. Дальнейший путь Э. С. в науке был целенаправленным и закономерным. Уже в 1973 г. (в 40 лет) он блестяще защищает докторскую диссертацию и продолжает работать в лаборатории эмбриологии, а затем в отделе «Музей» в должности старшего (с 1974 г.) и главного (1986 г.) научного сотрудника. В 1993 г. он получает звание профессора, в 2001 г. — заслуженного деятеля науки РФ.

С университетских лет Э. С. Терёхин был ботаником-эволюционистом, хорошо знакомым с работами отечественных и зарубежных ученых. Учение А. Н. Северцова о главных направлениях эволюционного процесса, закономерностях эволюции органов и принципах их преобразований, так же как и обобщающие труды И. И. Шмальгаузена о путях и факторах эволюции, стали фундаментом, на котором строились оригинальные исследования Э. С. Терёхина. Его любимым объектом стали паразитные растения — уникальная обширная группа организмов разных таксонов цветковых, объединяемых способностью к чужеядному образу жизни и вместе с тем характеризующихся чрезвычайным разнообразием. В течение многих лет Э. С. углубленно, всесторонне и последовательно изучал огромное число видов паразитных растений. Методы его исследований были всеобъемлющими. Прежде всего это наблюдение за жизнью растения в различных его проявлениях: от прорастания до цветения и плодоношения. Предметом особого внимания стали также особенности способов опыления и диссеминации, способов питания в определенных условиях среды. Богатейший материал был собран в многочисленных (более 30) экспедициях в различных, часто труднодоступных районах нашей страны и за рубежом: в пустыне Кара-Кумы, в горах Кавказа, Тянь-Шаня, Гималаев, на Дальнем Востоке, Камчатке, Иссык-Куле и др. Следующей ступенью исследований стало применение микроскопического метода. При этом диапазон изучаемых структур был огромным, даже невероятным: исследовалось развитие пыльника и пыльцевых зерен, завязи и семязачатка, зародышевого мешка, зародыша, эндосперма, покровов плода и семени, проростка, вегетативных органов. Это же можно сказать и о числе исследованных Э. С. препаратов (более 15 тысяч!), и выполненных оригинальных рисунков (несколько тысяч). Им широко использовались и экспериментальные методы, в частности проращивание семян некоторых видов на корнях растений-хозяев для изучения первых этапов развития протосомы.

Наличие огромного фактического материала и заложенный с университетских лет эволюционный подход к изучению растений позволили Э. С. выявить закономерности структурных преобразований в онтогенезе паразитных растений, обусловленные чужеядным существованием и независимые от их таксономической принадлежности. Он сумел выдвинуть оригинальные представления о сущности паразитизма цветковых растений и влиянии различных способов паразитизма на эволюционное становление зародыша, эндосперма и семени в целом. Эти представления были суммированы в монографии «Паразитные цветковые растения. Эволюция онтогенеза и образ жизни» (1977). В ней поставлены и разработаны сложнейшие биологические проблемы,

предложена классификация факторов морфологических преобразований, выявлены основные тенденции в функциональной эволюции паразитных покрытосеменных, установлено определенное влияние паразитного образа жизни на эволюцию половых структур.

Большая эрудиция, широкий кругозор, неординарность мышления, способность к обобщению, взгляд на явления с новых позиций позволили Э. С. сделать ряд выдающихся открытий, важнейшее из которых — явление метаморфоза в онтогенезе растений-паразитов. В результате детальной разработки этой проблемы были сформулированы основные положения концепции эволюционной редукции органов под влиянием факторов среды и убедительно показано, что становление метаморфизированного развития у высокоспециализированных паразитных растений обусловлено изменениями в их образе жизни.

Впервые к жизнедеятельности растений было применено понятие «поведение» и показано, что именно поведение, т. е. этологические факторы, играет важнейшую роль в процессе адаптивной эволюции. Развивая эту идею, Э. С. расширяет спектр объектов исследования, включая в них представителей самых различных экологических групп растений — водных, насекомоядных и т. д.

Э. С. был ведущим специалистом не только в области онто- и филогенеза паразитных растений. Он внес свой вклад и в систематику целого ряда таксонов (семейства *Scrophulariaceae, Orobanchaceae* и др., см. «Определитель заразиховых флоры СССР» (1993)). Его работы, особенно по изучению процесса прорастания и диссеминации вредителей сельскохозяйственных культур и сорных растений, имеют большое значение для практики. Среди них наиболее значимыми являются «Репродуктивная биология сорных заразиховых» (1988), «Основные сорно-полевые растения сельскохозяйственных культур Ленинградской области» (1993). Глубокие знания биологии паразитных растений явились основой для решения некоторых насущных проблем сельского хозяйства. В частности, особенности репродуктивной стратегии сорных заразиховых (заразихи подсолнечной), наносящих значительный ущерб урожаю в агросистемах, были использованы при разработке нетрадиционных подходов в борьбе с ними — через создание мультилинейных сортов культурных растений с их ежегодным частичным обновлением и сортов с повышенной способностью провоцировать прорастание семян заразиховых. Данный подход уже успешно используется на полях Краснодарского края в НИИ масличных культур им. В. С. Пустовойта.

Круг интересов Э. С. был чрезвычайно широк. Это позволило ему не только расширить принятые, классические, границы эмбриологии (включив в предмет этой науки поздние стадии формирования семени и его прорастание, необходимость комплексного подхода к изучению генеративных органов, выявление корреляционных связей в их развитии), но и создать целый ряд новых направлений. К их числу относится экологическая эмбриология, являющаяся частью эволюционной ботаники и занимающаяся изучением причинных взаимосвязей между факторами среды, поведением растений и адаптивными особенностями организации репродуктивных структур. Теоретическое значение этого направления состоит в том, что эколого-морфологический подход позволяет объективно определять направления эволюционных преобразований онтогенеза, выявляя обусловливающие их комплексы мезологических и этологических факторов.

Э. С. одним из первых начал разрабатывать проблемы репродуктивной биологии — направления, возникшего на стыке эмбриологии, антэкологии, карпологии, генетики, физиологии и селекции растений. Различные аспекты взаимодействия этих дисциплин освещены в монографиях «Проблемы эволюции онтогенеза семенных растений» (1991), «Семя и семенное размножение» (1996), которые охватывают широчайший круг вопросов. Главное достоинство этих фундаментальных работ — акцент на тесную связь семенного воспроизведения с особенностями биологии, экологии и адаптивной эволюции растений; в них развиты новые представления почти о каждой структуре развивающегося семени.

Еще одно необычайно перспективное направление, основанное Э. С., — популяционная эмбриология, которое смыкается с экологической эмбриологией и репро-

дуктивной биологией, и задачей которого является изучение вариабельности морфогенеза и фенотипа в популяции (изучение вариаций жизненного цикла и поливариантности систем репродукции).

Теоретические и практические разработки Э. С. получили широкое признание не только в нашей стране, но и за рубежом. За значительный вклад в фундаментальные исследования по проблемам репродукции растений, основные итоги которых были изложены в ряде монографий (в том числе трехтомной коллективной монографии «Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции» (1994, 1997, 2001)), он был удостоен звания Лауреата премии правительства РФ 2001 г. в области науки и техники. По приглашению иностранных специалистов он многократно работал за рубежом (в Англии, Германии, Швеции, Индии); в 2001 г. был избран членом Совета директоров Международного общества паразитных растений. Э. С. регулярно участвовал в работе Международных совещаний по паразитным растениям (1989 г. — Германия, 1996 г. — Испания, 1998 г. — Болгария), Международного ботанического конгресса (1975 г. — Ленинград, СССР; 1999 г. — г. Сент-Луис, Миссури, США), Международного конгресса по эмбриологии и репродуктивной биологии (1990 г. — Ленинград, СССР; в 1998 г. — Вагенинген, Нидерланды и др.). Ряд трудов Э. С., в частности «Weed broomrapes: systematics, ontogenesis, biology, evolution» (1997), был издан за рубежом. Следует упомянуть и большие организаторские способности Эдуарда Семеновича: он был одним из инициаторов созыва ряда симпозиумов по эмбриологии растений, трех карпологических совещаний, а также создания секции Федеральной биологии РБО.

Э. С. был неутомимым популяризатором ботанической науки. В одном из его первых научно-популярных изданий — «Жизнь цветка» (1975) в простой, доступной и увлекательной форме изложены современные представления о разнообразии строения цветка, связанные с особенностями опыления. В своей последней книге «Сорняки: друзья и враги» (2001) автор интересно, подчас с юмором, рассказывает о жизни сорных растений, их биологических особенностях, предлагает садоводам оригинальные нетрадиционные способы борьбы и одновременно обращает внимание на их полезные свойства.

Успеху в столь различных областях ботаники в немалой степени способствовали высокие личные качества Э. С. Он был талантливым, разносторонним ученым, оригинальным мыслителем с философским складом ума, обладал удивительной работоспособностью. Э. С. был принципиальным и смелым человеком, не боялся выдвигать новые оригинальные идеи, часто в противовес устоявшимся представлениям, и отстаивать их, несмотря на критику признанных авторитетов. Он часто выступал на институтских семинарах, всегда оживляя их, вовлекая слушателей в горячие дискуссии, убеждая яркой речью, выразительной аргументацией, чему в немалой степени способствовали ораторские способности и опыт учебы на юридическом факультете. В то же время он был демократичен в общении, умел соглашаться с доводами собеседника, был тактичен и интеллигентен со своими оппонентами. Работать с Э. С. было всегда легко и интересно. С подчиненными и сотрудниками он всегда был ровен и корректен. А главное, что его отличало — это широта души, любовь к науке, увлеченность. Он щедро раскрывал свои идеи, делился открытиями и мог передать свою любовь и увлеченность тем, кто находился рядом. Поэтому, раз соприкоснувшись в сотрудничестве с ним, многие продолжали работать столь же увлеченно. Его многочисленные ученики несказанно благодарны ему за приобщение к любимой науке, что, к сожалению, не в полной мере успели выразить ему при жизни.

Э. С. был хорошим заботливым семьянином. Одну из своих последних книг («Weed...», 1997) он посвятил жене и детям, а новый, открытый им вид заразиховых назвал в честь сына — *Phelipanche nikitae* Teryokhin.

Это был сильный человек, борец за справедливость во всех отношениях, с активной жизненной позицией, которую он всегда отстаивал, будучи в советский период членом партбюро, профкома института, группы народного контроля, а в последующие годы участвовал в различных комиссиях при Ученом совете института.

Трудно представить, что Эдуарда Семеновича Терёхина больше нет рядом с нами. Остаются его многочисленные работы (9 монографий, более 200 научных статей), а также идеи, которые будут вдохновлять как начинающих, так и более опытных исследователей. Светлая память о нем навсегда сохранится в наших сердцах.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ТРУДОВ Э. С. ТЕРЁХИНА

1977. Паразитные цветковые растения // Эволюция онтогенеза и образ жизни. Л.: Изд-во «Наука». 219 с.

1981. Семейство *Orobanchaceae* // Онтогенез и филогенез. Л.: Изд-во «Наука». 228 с. (Совместно с З. И. Никитичевой).

1988. Репродуктивная биология сорных заразиховых. Л.: Изд-во «Наука». 144 с.

Основные сорно-полевые растения сельскохозяйственных культур Ленинградской области // Каталог мировой коллекции. ВИР. Л.: Изд-во «Наука». 112 с. (Совместно с Т. Н. Ульяновой, Г. В. Шибакиной, Т. И. Кравцовой, Н. Б. Серафимович).

1991. Проблемы эволюции онтогенеза семенных растений // Тр. Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 68 с.

1993. Определитель заразиховых флоры СССР. СПб.: Изд-во «Наука». 127 с.

1994. Новый подход к классификации типов формирования стенки микроспорангия // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб.: Изд-во «Мир и семья». Т. 1. С. 60—67. (Совместно с Т. Б. Батыгиной, И. И. Шамровым).

Podostemum-тип развития зародышевого мешка // Там же. С. 223—225.

Иерархическая классификация зародышевых мешков // Там же. С. 239—248.

Эволюция женского гаметофита // Там же. С. 248—255.

1996. Семя и семенное размножение. СПб.: Изд-во «Мир и семья-95». 377 с.

1997. Зародыш // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб.: Изд-во «Мир и семья». Т. 2. С. 294—297.

О принципах создания экологической классификации зародышей // Там же. С. 437—449. (Совместно с З. И. Никитичевой).

Редуцированные и недифференцированные зародыши // Там же. С. 449—461.

Weed broomrapes: systematics, ontogenesis, biology, evolution. Aufstieg Verlag. 182 p.

2001. Репродуктивная биология // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб.: Изд-во «Мир и семья». Т. 3. С. 21—24.

Экологическая эмбриология // Там же. С. 24—34.

Метаморфоз // Там же. С. 62—69.

Плод // Там же. С. 289—296.

Сорняки: враги и друзья. СПб.: НПО «Мир и семья». 136 с.

УДК 92 (47 + 57) : 58 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 5

© О. М. Виноградова, Н. Н. Давыдова, И. Ю. Неуструева, Т. В. Сапелко, Д. А. Субетто

ПАМЯТИ ВАЛЕНТИНЫ ИВАНОВНЫ ХОМУТОВОЙ (30 VI 1935—8 VII 2001)

O. M. VINOGRADOVA, N. N. DAVYDOVA, I. Yu. NEUSTRUEVA, T. V. SAPELKO, D. A. SUBETTO. IN MEMORIAM: VALENTINA IVANOVNA KHOMUTOVA (30 VI 1935—8 VII 2001)

Институт озероведения РАН
С.-Петербург
Поступила 17.12.2001

8 июля 2001 г. скончалась Валентина Ивановна Хомутова — доктор географических наук, ведущий научный сотрудник Института озероведения РАН, крупный специалист в области палинологии, палеогеографии и палеолимнологии четвертичного периода Северо-Запада России и прилегающих регионов.

В. И. родилась 30 июня 1935 г. в Ленинграде. Здесь во время блокады прошло ее детство. В 1953—1958 гг. она училась на географическом факультете Ленинградского государственного университета (ЛГУ), который окончила по специальности ботанико-географ. После окончания университета с 1958 по 1968 г. она работала в Научно-исследовательском географо-экономическом ин-те (НИГЭИ) при ЛГУ сначала в должности лаборанта, затем — младшего научного сотрудника.



С самого начала научной деятельности В. И. специализировалась в области изучения спор и пыльцы четвертичных отложений. В 1958—1959 гг. она изучала пыльцу и споры поздне- и послеледниковых отложений Большеземельской тундры, с 1960 г. разрабатывала палинологическое обоснование стратиграфии четвертичных отложений Вологодской обл. В 1970 г. В. И. защитила кандидатскую диссертацию по теме «Палеоботаническое обоснование стратиграфического расчленения средне- и верхнечетвертичных отложений в районе Вологодской возвышенности и Кубено-Сухонской впадины».

За время работы в Институте озероведения с 1968 г. В. И. исследовала пыльцу и споры донных отложений крупных озер европейской части России — Ладожского, Онежского, Лача, Воже, Ильмень, Кубенского, Белого, а также многочисленных разнотипных средних и малых озер Латгалии (Латвия), Карельского перешейка, Кольского п-ова, Южного Урала и др. Полученные ею данные спорово-пыльцевого анализа были широко использованы для палеогеографических реконструкций развития озерных геосистем перечисленных водоемов в поздне- и послеледниковое время.

В. И. были впервые исследованы микрофоссилии в 10 колонках донных отложений глубоководных районов Балтийского моря и Финского залива, что позволило проследить историю дегляциации и уточнить палеогеографию в разных частях Балтики на протяжении позднего плейстоцена и голоцена. Интересные данные были получены В. И. при исследовании состава спор и пыльцы из донных отложений оз. Разлив, на основе которых были сделаны выводы об их возрасте и даны рекомендации по практическому использованию иловой толщи. В. И. были впервые проанализированы колонки донных отложений оз. Таймыр.

Владея столь обширным материалом по озерам различных климатических и ландшафтных зон, В. И. выполнила ряд обобщающих палеогеографических исследо-

ваний по изучению озерных осадков плейстоцена, которые вошли в обоснование стратиграфической схемы Северо-Запада России. Ею разработаны лимнопалинологические методы реконструкции основных этапов развития современных озер, оценки природных и антропогенных факторов, определяющих скорость и направленность эволюции озерных геосистем.

В 1989 г. В. И. защитила докторскую диссертацию «Палеогеография и биостратиграфия осадков озер лесной (таежной) зоны европейской части СССР на основе спорово-пыльцевого анализа», которая представляет крупное научное исследование на основе обработки огромного фактического материала по палинологии озерных отложений региона.

С 1986 г. В. И. активно участвовала в подготовке публикации монографической 8-томной серии «История озер». Она являлась членом редакционной коллегии, редактором последнего (8-го) тома, посвященного истории плейстоценовых озер Русской равнины, а также автором 15 разделов данной серии. Решением Ученого совета Русского географического общества в 1999 г. ей в числе других участников серии «История озер» был присужден почетный диплом за выдающийся вклад в развитие географической науки.

В. И. выступала с докладами на многочисленных конференциях различного уровня как в России, так и за рубежом, участвовала в качестве исполнителя или руководителя в работе многих международных и российских проектов.

В. И. является автором более 150 научных работ (статей, разделов монографий). Она входила в состав Палинологической комиссии России, Международной палинологической ассоциации, являлась членом Русского ботанического общества и Всероссийского палеонтологического общества, проводила активную деятельность в палеолимнологической комиссии Русского географического общества, вела работу по воспитанию научных кадров (под ее руководством выполнено 3 кандидатских диссертации).

В. И. была яркой, сильной, многогранной личностью. Она отличалась неистощимой энергией, целеустремленностью, умением отстаивать свою точку зрения и достигать поставленной цели. Она умела заинтересовать, убедить и повести за собой.

Валентина Ивановна ушла из жизни в расцвете творческих сил, замыслов и планов. Ее безвременная кончина болью отозвалась в сердцах близких, друзей, коллег по работе, и память о ней навсегда останется у всех, кто ее знал.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ А. И. ХОМУТОВОЙ

1974. Стратиграфическое расчленение донных отложений центральных и юго-восточных районов Балтийского моря // Маринопалинологические исследования в СССР. М.: Изд-во «Наука». С. 54—65.

1975. Спорово-пыльцевой анализ в палеолимнологических исследованиях крупнейших современных озер Северо-Запада // История озер в голоцене. Л.: Изд-во «Наука». Т. 3. С. 33—38.

1978. Пыльца и споры в донных отложениях озер Воже и Лача // Гидробиология озер Воже и Лача. Л.: Изд-во «Наука». С. 236—255.

1981. Пыльца и споры в поверхностном слое донных отложений // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во «Наука». Ч. 2. С. 150—158.

1987. Палеонтологические остатки как критерии распознавания озерных отложений. Спорово-пыльцевые комплексы // История озер позднего палеозоя и раннего мезозоя. Л.: Изд-во «Наука». С. 68—73.

1993. Донные отложения Ладожского озера и его эволюция в позднем плейстоцене—голоцене // Эволюция природной обстановки и современное состояние геосистемы Ладожского оз. СПб.: Изд-во РГО. С. 14—24. (Совместно с Н. Н. Давыдовой, И. В. Делюсиной, А. Е. Рыбалко, Д. А. Субетто).

1994. Флористический состав и фреквенция субрецентных спектров в осадках озер таежной зоны Европейской части СССР // Палинология в стратиграфии. СПб.: Изд-во «Наука». С. 172—176.

1995. The significance of zonal, regional and local vegetation // Grana. N 34. Stockholm. P. 115—125.

1998. Позднеплейстоценовая история Онежского озера // История плейстоценовых озер Восточно-Европейской равнины. СПб.: Изд-во «Наука». С. 147—162. (Совместно с Н. Н. Давыдовой, И. Н. Демидовым).

Позднеледниковый этап в развитии малых озер Северо-Запада России // История плейстоценовых озер Восточно-Европейской равнины. Изд-во «Наука». С. 166—193. (Совместно с Н. Н. Давыдовой, Д. А. Субетто).

Спорово-пыльцевые спектры — источник информации о растительном покрове // «Проблемы ботанической географии»: Сб. статей, посвящ. 80-летию кафедры бот. геогр. С.-Петербургского ун-та. СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 121—131. (Совместно с Г. М. Черновой).

1999. Особенности эволюции Раковых озер (Карельский перешеек). История развития // Экология зарастающего озера и проблемы его восстановления. СПб.: Изд-во «Наука». С. 26—33. (Совместно с Н. Н. Давыдовой).

2000. Эволюция озер России и сопредельных территорий от карбона до современности // Изв. АН. Сер. географическая. № 3. С. 23—29. (Совместно с В. А. Румянцевым, Н. Н. Давыдовой, Л. А. Кудерским, Г. Г. Мартинсоном, И. Ю. Неуструевой, Н. Н. Верзилиным, Д. В. Севастьяновым).

2001. Late Pleistocene-Holocene paleolimnology of three North-Western Russian lakes // J. paleolimnol. Vol. 26. N 1. P. 37—51 (with N. N. Davydova, D. A. Subetto, T. Y. Sapelko).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© В. С. Шнеер

А. С. АНТОНОВ. ОСНОВЫ ГЕНОСИСТЕМАТИКИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ. М.: МАИК «НАУКА/ИНТЕРПЕРИОДИКА» 2000. 135 С.

V. S. SHNEYER. *A. S. ANTONOV.* ELEMENTS OF GENOSYSTEMATICS OF HIGHER PLANTS. MOSCOW, 2000. 135 P.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 16.01.2002

В последнее десятилетие мы являемся свидетелями беспрецедентного роста молекулярно-систематических исследований растений во многих странах мира. Поэтому многим будет полезно прочесть книгу А. С. Антонова по основам геносистематики высших растений.

Во «Введении» рассматривается история становления и развития молекулярного подхода в систематике, у истоков которого стояли российские ученые. Особенно велика роль акад. А. Н. Белозерского, учеником и активнейшим продолжателем работ которого является автор книги.

1-я глава «Геном высших растений» содержит краткий обзор новейших сведений о строении и функционировании растительного генома (ядерного, хлоропластного и митохондриального), отмечены те особенности геномов, которые перспективны с точки зрения их использования в систематике. Хочется обратить внимание читателей на то, что автор констатирует: «Год от года доля „нефункциональной" ДНК в клетках все уменьшалась и продолжает уменьшаться». Долгие годы было принято называть ДНК, не кодирующую белковые (генные) последовательности (составляющую подавляющую часть генома, особенно у растений), «нефункциональной», «лишней», «избыточной», хотя простой здравый смысл подсказывал, что нелепо именовать ДНК «лишней», если мы пока не знаем ее функцию. Ситуация меняется, выясняются все новые функции этой ДНК, но трактовка ее как «лишней» осталась в книгах и обзорах, в памяти читателей, и это необходимо изживать.

Во 2-й главе «Геносистематика и „классическая (-фено)" систематика» рассматривается отношение видных представителей классической школы систематики и эволюционистов (Дж. Симпсон, И. И. Шмальгаузен, Э. Майр, А. Л. Тахтаджян, А. Кронквист и др.) к молекулярному подходу и изменение его по мере развития. Автор полагает, что «первоначально отрицательное отношение к геносистематике ведущих отечественных ботаников привело к сильному отставанию в развитии этой науки в России» (с. 38). На мой взгляд, все же главной причиной отставания молекулярной систематики у нас является недостаточное развитие нашей молекулярной биологии в целом. Основой лавинообразного роста молекулярных исследований в систематике США стало не только и не столько «передовое» мышление, а наличие по всей стране множества хорошо оснащенных лабораторий и специалистов, готовых уделить систематике время и внимание. Та же ситуация и в других частях света: больше работ по молекулярной систематике в тех странах, где большее развитие получила молекулярная биология (Великобритания, Германия, Япония, страны Скандинавии).

Самая короткая (менее 10 с.) 3-я глава «Методы геносистематики» характеризует выбор материала и объектов для исследования, содержит краткое описание биохимических методов анализа ДНК и компьютерных методов анализа. В разделе «Об исследованиях ДНК, выделенной из ископаемого материала» А. С. Антонов высказывает мнение, что выделение ДНК из ископаемого материала невозможно. Однако, насколько мне известно, среди специалистов в области секвенирования растительной ДНК в США пока нет единого мнения по этому вопросу.

Основное содержание книги заключено в 4-й главе «Геносистематика высших растений». Специалисты, работающие с разными группами высших растений и на разных таксономических уровнях, найдут здесь для себя много интересного. Глава содержит несколько разделов. В разделе «О происхождении высших растений» излагаются результаты молекулярных исследований, подтверждающие мнение большинства специалистов-ботаников, согласно которому высшие растения и харовые водоросли имеют общего предка. Проблемам, обсуждаемым во 2-м разделе («Ранние этапы эволюции наземных растений (к вопросу о системе *Bryophyta*»)) и в 3-м («Результаты исследования *Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta* и *Psilophyta*»), в книге уделено особое внимание, так как ими давно, много и успешно занимаются в лаборатории, руководимой А. С. Антоновым. В 4-м разделе рассматриваются исследования генов голосеменных и покрытосеменных растений, направленные на решение филогенетических проблем на разных таксономических уровнях — от классов до родов. Работы эти не просто перечисляются, но анализируются, рассматриваются в развитии, сопоставляются результаты и воззрения разных авторов, например, по таким первостепенной важности вопросам, как время происхождения цветковых растений, родственные отношения гнетовых, а также однодольных и двудольных. Большой вклад в решение этих проблем также внесен работами А. С. Антонова и его сотрудников. Первые результаты, говорящие о большем возрасте покрытосеменных, чем это традиционно считается, и о большем родстве гнетовых с хвойными, чем с покрытосеменными, были получены ими уже несколько лет назад, но, как указывает автор книги, воспринимались с недоверием. Однако в самое последнее время появляется все больше подтверждений полученным результатам. Автор анализирует работы по секвенированию отдельных генов в отдельных таксонах, оценивает их результативность и достоверность филогенетических построений и выводов. В разделе имеется очень ценная сводка в виде табл. 5, в которой в алфавитном порядке перечислены все семейства и более крупные таксоны, филогения которых была изучена в 1990—1999 гг. путем исследования отдельных генов (с указанием каких именно) и методом рестрикционного анализа, и приведены соответствующие литературные источники.

В «Заключении» автор рассматривает природу принципиальных отличий между молекулярными и морфологическими признаками, причины расхождений между филогениями, основанными на тех или других, а также между филогениями, построенными по разным участкам ДНК. А. С. Антонов, в отличие от некоторых зарубежных авторов, не считает, что пришла пора перекраивать системы в соответствии с молекулярными данными, так как пока не существует методов, позволяющих однозначно реконструировать процесс эволюции растений, и предложить систему, превосходящую предложенные «классической» систематикой.

Нельзя не согласиться с автором книги, что исследование одного и даже нескольких генов не дает оснований судить с высокой степенью достоверности об эволюционных связях изучаемых таксонов. Во «Введении» он пишет даже, что более правильно использовать выражение «Филогения такого-то гена у представителей...», чем «Филогенетический анализ таксонов». Это представляется спорным: филогения — это эволюция филумов, а вряд ли можно говорить о филумах генов. К тому же и сам автор далее в книге под рис. 27 указывает: «Филогенетические отношения таксонов сем. *Iridaceae*», а под рис. 28 — «Филогенетические отношения зонтичных и близких к ним таксонов двудольных».

Подводя итоги, А. С. Антонов настаивает на самостоятельном статусе геносистематики, хотя признает, что другие авторы полагают, что молекулярная систематика

должна быть интегрирована в «систематику sensu lato». Думаю, что последних большинство; аргументы в пользу этой точки зрения, в частности, приводят D. Doyle (1999) и Б. М. Медников (1999) в своих комментариях к статье А. С. Антонова (1999) «Существуют ли молекулярные предпосылки ревизии филогении и системы высших растений», опубликованной в «Журнале общей биологии» (статья и комментарии помещены в один номер, и я бы рекомендовала читателям книги А. С. Антонова ознакомиться и с этой дискуссией).

Завершает книгу обширный список литературы, и при знакомстве с ним бросается в глаза одно обстоятельство. Из цитируемых работ отечественных авторов-геносистематиков только 2 (не считая обзоров) опубликованы на русском языке, притом 1 из них — по систематике животных. Статья в «Ботаническом журнале» опубликована была на английском языке (Valiejo-Roman et al., 1998). В результате на русском языке нет статей, по которым ботаники могли бы ознакомиться с терминами, с их употреблением, научились «читать» публикуемые деревья, понимать суть результатов, их вероятность и достоверность в каждом отдельном случае, по интересующим из исследованных таксонов, а не только по тем, что упомянуты в реферате. Ситуация усугубляется использованием кладистических методов для сравнения последовательностей ДНК и соответственно кладистической терминологии, также мало привычной нашим систематикам, так как этот метод в нашей ботанической систематике применялся редко. Все это и может привести к тому самому «некритическому восприятию результатов молекулярно-эволюционных исследований,... могущим пагубным образом повлиять на развитие систематики», о котором автор предупреждает в предисловии. Во многом рецензируемая книга восполняет этот пробел, но не во всем. Раздел методов мог быть не таким кратким: я имею в виду не «биохимическую кухню» (здесь лаконичность автора вполне уместна и заслуживает только похвалы), а подробное разъяснение всех моментов, которые важны для оценки результатов. Например, указано: «Для укоренения деревьев важен правильный выбор внешней группы (outgroup)» (с. 48). А какой выбор правильный? В упомянутом выше комментарии D. Doyle (1999) как раз обсуждается случай, когда, по мнению этого автора, результаты неправильно трактуются из-за неверного выбора внешней группы. Более подробно можно было бы объяснить все, что связано с загадочным для непосвященных «индексом бутстрэпа» (к тому же лучше бы сразу в «Методах», а не в главе 4). А. С. Антонов делает много различных замечаний, связанных с трактовкой результатов, по ходу обсуждения конкретных работ в главе 4, а также в «Заключении», но они, к сожалению, не выделены и не суммированы, что облегчило бы их восприятие, тем более что некоторые положения, как можно понять, еще остаются дискуссионными.

В заключение несколько слов о названии книги. А. С. Антонов считает термин «геносистематика» (систематика генотипов) более удачным, чем распространенный за рубежом «молекулярная систематика», так как последнее можно использовать при описании изучения вторичных соединений. По-моему, термин «молекулярная систематика» оправдан в той же мере, что и «молекулярная биология» (оба подразумевают изучение макромолекул). При этом он более простой и менее обязывающий, так как не включает такое сложное понятие, как генотип, введенный генетиками и обозначающий совокупность наследуемых свойств организмов — не таксонов, с которыми имеет дело систематик («...зоологические объекты, коими служат группы популяций» — Э. Майр, 1971 : 19). Если подходить строго, вряд ли термин генотип в данном контексте используется корректно. М. Е. Лобашев (1967) в своем учебнике писал: «Зоологи и ботаники, изучающие биологические процессы у какой-либо группы особей, всегда имеют дело с наследственно разнородной группой организмов. Но поскольку ими изучается фенотип организмов, они вправе пренебрегать генетическим разнообразием своего материала». Получается, что, с точки зрения генетиков, провозглашая «систематику генотипов», мы такого права лишаемся и должны учитывать индивидуальную изменчивость. Кроме того, генотипическую структуру популяций (и даже видов) изучали задолго до того, как стало возможным секвениро-

вать ДНК, и очевидно, что генотип не исчерпывается первичной структурой ДНК. Может быть, термин «молекулярная систематика» все-таки предпочтителен?

Высказанные замечания нужно рассматривать как пожелания автору для работы над следующей книгой, которую, без сомнения, необходимо будет писать уже в скором будущем, учитывая темпы развития молекулярного подхода (и в этой книге автору пришлось после «Заключения» поместить «Вместо приложения», чтобы еще раз высказаться по наиболее актуальным моментам). Книга написана увлекательно, с полемическим настроем, дает представление о том состоянии напряжения и активных поисков, в котором находится молекулярная систематика, и читается с неослабевающим интересом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонов А. С. Существуют ли молекулярные предпосылки ревизии филогении и системы высших растений // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 3. С. 245—276.

Лобашев М. Е. Генетика. Л., 1967. 751 с.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971. 454 с.

Медников Б. М. Комментарий к статье А. С. Антонова «Существуют ли молекулярные предпосылки ревизии филогении и системы высших растений» // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 3. С. 351—352.

Doyle D. Plant molecular systematics, classical systematics, and morphological cladistics: comments on the article of A. S. Antonov // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 3. С. 344—351.

Valiejo-Roman K. M., Pimenov M. G., Terentieva E. I. et al. Molecular systematics of the *Umbelliferae*: using nuclear rDNA internal transcribed spacer sequences to resolve issues of evolutionary relationships // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 7. С. 1—22.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 5)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2002. VOL. 87. N 5) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2002. Т. 87. № 5) Стр.

К сведению авторов!

В целях ускорения публикации статей к рукописи обязательно приложить дискету с файлом статьи в формате Word for Windows. Электронная версия материалов позволяет улучшить качество подготовки материалов к публикации. Электронная копия должна быть оформлена в полном соответствии с требованиями, предъявляемыми к оформлению рукописи, и идентична машинописной версии.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал.* 2002. Т. 87. № 5. 1—168.